



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.

*BOSTON*  
*MEDICAL LIBRARY*  
*8 THE FENWAY*











# MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

---

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

2, 5<sup>5</sup> 6

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

**CARL GEGENBAUR,**

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

---

**FÜNFZEHNTER BAND.**

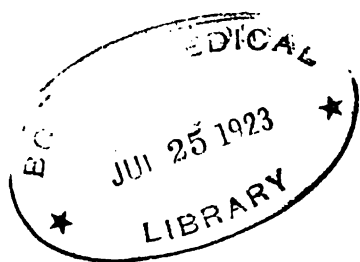
MIT 26 TAFELN UND 24 FIGUREN IM TEXT.

---

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1889.



## **Inhalt des fünfzehnten Bandes.**

### **Erstes Heft.**

Ausgegeben am 4. Juni 1889.

	Seite
Ontogenie und Anatomie in ihren Wechselbeziehungen betrachtet. Von C. Gegenbaur . . . . .	1
Über Caryophyllia rugosa Moseley. Von G. v. Koch. (Mit 13 Figuren im Text.)	10
Beiträge zur Kenntnis des Acalephenauges. Von W. Schewiakoff. (Mit Taf. I—III.) . . . . .	21
Über den Bau des Säugethiergehirns. Von G. Jelgersma. (Mit Taf. IV.) .	61
Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Von F. Blochmann. (Mit Taf. V.) . . . . .	85
Untersuchungen über die Entwicklung des Beckengürtels bei einigen Säugethieren. Von E. Mehnert. (Mit Taf. VI.) . . . . .	97

---

### **Zweites Heft.**

Ausgegeben am 4. October 1889.

Theorie des Mesoderms. Von C. Rabl. (Mit Taf. VII—X u. 9 Holzschn.)	113
Die Homologien innerhalb des Echinodermenstammes. Von R. Semon. . .	253
Zur Kenntnis der Morphogenese des Equidengebisses. Von E. Klever. (Mit Taf. XI—XIII.) . . . . .	308

---

## IV

### Drittes Heft.

Ausgegeben am 10. December 1889.

	Seite
Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Von E. Haase. (Mit Taf. XIV und XV.) . . . . .	331
Zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierherzens. Von C. Röse. (Mit Taf. XVI.) . . . . .	436
Über Entwicklung und Wachsthum der Schneidezähne bei <i>Mus musculus</i> . Von F. Roetter. (Mit Taf. XVII.) . . . . .	457
Bemerkungen über den Carpus der Proboscider und der Ungulaten im All- gemeinen. Von G. Baur. (Mit 1 Holzschnitt.) . . . . .	478
Bemerkungen über den <i>M. flexor brevis pollicis</i> und Veränderungen der Handmuskulatur. Von C. Gegenbaur . . . . .	483

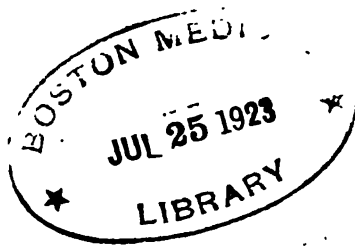
---

### Viertes Heft.

Ausgegeben am 31. December 1889.

Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere. Von G. Ruge. (Mit Taf. XVIII —XXI.) . . . . .	491
Über den epithelialen Theil der sog. Blutdrüsen in der Schwimmblase des Hechtes ( <i>Esox lucius</i> ). Von A. Coggi. (Mit Taf. XXII.) . . . . .	555
Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integument- gebilden. Von H. R. Davies. (Mit Taf. XXIII—XXVI.) . . . . .	560
Kleinere Mittheilungen über Anthozoön. No. 1. Von G. v. Koch. (Mit 1 Figur im Text). . . . .	646

---



## **Ontogenie und Anatomie,**

in ihren Wechselbeziehungen betrachtet

von

**C. Gegenbaur.**

Es ist eine bekannte Erscheinung, dass bei jedem bedeutenden Fortschritte, der sich in einer Wissenschaft vollzieht, der Weg, auf dem er gemacht wurde und die Ergebnisse, zu denen er führte, in glänzendem Lichte erscheinen, welches frühere, wenn auch erfolgreich eingeschlagene Forschungsbahnen verdunkelt. Denn das Neue blendet auch und lässt in seiner Werthschätzung der Einbildungskraft leichtes Spiel. Aber wenn auch jene Werthschätzung sich innerhalb vernünftiger Grenzen hält, fällt es ihr doch schwer, auch dem Alten gerecht zu werden, und dieses stellt sich immer als etwas Überwundenes dar. Ist doch der Fortschritt oft erst nach hartem Ringen, nach Überwindung mancher Vorurtheile, nach Beseitigung vieler Hemmungen zum Ziele gelangt. Darum bedarf es der Besonnenheit, um sowohl für das siegreich Errungene als auch für das, was vorher bestand, das rechte Maß des Urtheils zu finden.

Andererseits erscheint jeder neu kultivirte Wissenszweig, so bald er sich kräftig entfaltet und selbständiges Wachsthum gewonnen hat, auch bald in einer gewissen Unabhängigkeit, und je mehr er sich ausbreitet, desto mehr entzieht sich sein Zusammenhang mit dem Stamme, dem er entspross, dem Blick. In solcher Weise wird das neu Entstandene in seiner Wechselbeziehung leicht verkannt und pflegt um so mehr in der Sonderung als in der Verbindung betrachtet zu werden, je eigenthümlicher sein Gepräge sich gestaltet hat. Und doch besteht jener Zusammenhang, und durch ihn wirkt das Neue auf das Alte, es durchdringend und umgestaltend zurück. Das eben ist das Leben der Wissenschaft, dass jeder Zuwachs sie beeinflusst, dass, wie im organischen Wachsthum, jede Vermehrung



des Umfanges auch auf ihr inneres Wesen wirkt. Alte Vorstellungen weichen neuen, und in diesem Wechsel bildet sich, wie in der Organismenwelt, Niederes zu Höherem aus.

Wenn aber auch das Leben der Wissenschaft ein nie rastender Vorgang ist, und das, was später wirksam und bedeutungsvoll wird, lange vorher, oftmals in seinen Zielen schwer erkennbar sich vorbereitet, so kommt doch zu Zeiten ein rascherer Umschwung zum Vorschein. Er bleibt nie aus, wenn die Veränderungen, welche die Peripherie erweiterten, in die Grundlagen der Wissenschaft eindringen. Dann scheint es, als ob eine neue Wissenschaft an die Stelle der alten getreten sei, dann ist aber auch das Urtheil nicht immer einhellig über die Tragweite der beginnenden Umgestaltung.

Ein solcher Zustand waltet im Gebiete der Morphologie. Die Entwicklungslehre hat, wie sie immer mehr sich breitere Bahn gebrochen, auch die anatomischen Disciplinen beeinflusst und es war nur natürlich, dass diese dadurch der Umgestaltung entgegengingen. War doch der Entwicklungslehre selbst durch die Anatomie eine wichtige Stütze geworden, so dass für beide schon dadurch ein engerer Konnex bestand.

Durch die Entwicklungslehre und die großartige Perspektive, die sich von ihr aus auf die gesammte Organismenwelt eröffnete, gelangte bald auch die Entwicklungsgeschichte der Individuen oder die Ontogenie zu ihrer vollen Bedeutung. Diese längst schon betretenen Bahnen erfahren allseitig weitere Ausbildung und die Summe der auf ihnen erworbenen Erfahrungen wächst in rapider Art. Während hier fast überall Neues, wenn auch nicht immer vom kritischen Urtheile gesichtet sich darstellt und viele Probleme, die lange unnahbar waren, ihrer Lösung näher kommen oder wirklich gelöst werden, zeigt sich diese Forschung in ihrem größten Gewichte, welches der anatomischen Richtung gegenüber als Übergewicht erscheint. Es wird sich daher verlohnen, die Wechselbeziehungen der Ontogenie zur Anatomie näher ins Auge zu fassen.

Diese Beziehungen sind je nach dem Verhalten der Anatomie zweifacher Art. Einmal kann die Ontogenie den ausgebildeten Organismus untersuchen, indem sie ihn und seine Organe im allmählichen Aufbau zeigt, zweitens aber deckt sie Beziehungen des einen Organismus zu anderen auf, indem sie die während der Entwicklung durchlaufenen Zustände mit jenen anderer Organismen in Verbindung bringt. Dadurch tritt sie in die Bahnen der Vergleichung, verknüpft sich mit der vergleichenden Anatomie, so wie sie im

ersteren Falle mit dem, was beschreibende Anatomie genannt wird, in Verbindung steht.

Die Beziehung zur beschreibenden Anatomie lässt die Ontogenie in ihrer ältesten und nächsten Verwerthung erscheinen, denn was ist inniger mit dem ausgebildeten Organismus verknüpft als die Zustände, aus denen er hervorging? Indem die Ontogenie den Organismus durch jene Zustände zum Ausgebildeten hinführt, bildet sie mit der Anatomie ein Ganzes, aus dem allein das morphologische Verständnis des Organismus erhellt. Der bloßen anatomischen Beschreibung der Organismen gegenüber bildet die Ontogenie eine höhere Erkenntnisinstanz. Denn sie bringt Formerscheinungen in Zusammenhang, zeigt wie Dieses und Jenes geworden und verhält sich auch erklärend, indem sie die nächsten Ursachen vieler Organisationsbefunde aufdeckt.

Diese Superiorität der Ontogenie kann aber zu einer Unterschätzung des Werthes der Anatomie führen, oder zu einer gegensätzlichen Auffassung. Dem gegenüber muss behauptet werden, dass die Ontogenie der Anatomie so wenig entbehren kann, als die letztere ohne die erstere auf einer tieferen Stufe bleibt. Die Ontogenie entlehnt von der Anatomie einen guten Theil ihrer geistigen Werkzeuge. Sie hat es mit Organen, deren Lagerung, Struktur und Textur zu thun, also mit denselben Objecten, wie sie die Anatomie begrifflich definirt. Sie führt diese Theile zum ausgebildeten Zustand. Ohne die Kenntnis des letzteren, wie die Anatomie ihn darstellt, würde die Ontogenie sich auf gleichem Wege befinden, wie der Wanderer, der sein Ziel nicht kennt. Man sage nicht, dass dieses Ziel durch die Ontogenie schließlich erreicht wird, denn dann trifft sie ja doch mit der Anatomie zusammen! Es ist aber zweifellos, dass mancher Umweg vermieden wird, wenn das Ziel schon am Beginne des Weges sichtbar ist und stets im Auge behalten wird.

So ist die Anatomie für die Ontogenie Voraussetzung. Sie ist dabei vielfach unbewusst wirksam. Daher kommt es, dass man ihrer entbehren zu können glaubt. Indem die Anatomie durch die Ontogenie sich wissenschaftlich gestaltet, hat sie bei aller Verschiedenheit der Methode sich von ihr durchdringen lassen und betritt im genetischen Gewande eine Stufe der Vervollkommenung.

Durch diese Wechselbeziehung wird weder eine Beeinträchtigung der Existenz der einen noch der anderen Disciplin bedingt, denn es handelt sich nicht um ein Aufgehen der einen in die andere<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Dass ich mit der Besprechung dieser Verhältnisse nur die wissenschaft-

Wir kommen nun zu der zweiten Beziehung der Ontogenie, zu jener, die sie mit der vergleichenden Anatomie besitzt. Diese Beziehung wird klar aus der Aufgabe der letzteren. Wir erkennen dieselbe in der Ermittlung des Zusammenhanges der Organisationen unter einander. Die vergleichende Anatomie sucht die Organe, aus denen der Thierleib besteht, zu ordnen, indem sie Ähnliches zu Ähnlichem stellt und dabei Übereinstimmungen sowohl, als auch Verschiedenheiten findet, welche beide sie zu erklären sucht. Dadurch stellen sich die Organisationen in nähere oder entferntere Beziehungen zu einander. Im Lichte der Descendenztheorie werden diese Beziehungen zu Verwandtschaften, und es schließt sich damit um die Organismen ein engeres Band. Dieselbe Vergleichung der Organe lehrt niedere und höhere Zustände kennen, indifferentere und differenzirte, ausgebildete und andere, die wieder rückgebildet sind. Indem solcherlei Befunde an einander gereiht werden können und innerhalb der Reihen in reichen Modifikationen sich darstellen, ist das Objekt der vergleichenden Anatomie ein veränderliches, bewegliches, flüssiges zu nennen, und gleicht darin jenem der Ontogenie.

Indem diese den Organismus, und zwar den individuellen, in Veränderungen darstellt, welche Zuständen entsprechen, die in niederen Zuständen dauernd realisirt sind, tritt die Ontogenie in nähere Beziehung zur vergleichenden Anatomie. Die letztere gewinnt dadurch eine phylogenetische Gestaltung. Sie erhebt sich zur Phylogenie, indem ihre Ergebnisse für die Abstammung der Organismen die Nachweise liefern.

Es ist wohl unbestritten, dass die vergleichende Anatomie durch Verwerthung der ontogenetischen Thatsachen neuen Aufschwung nahm. Darüber haben wir hier nicht weiter zu verhandeln. Aber dieser Aufschwung hat die vergleichende Anatomie unterschätzen lassen. Es ist nicht selten zu lesen, dass nur die Kenntniss der ontogenetischen Vorgänge phylogenetische Einsichten begründe, dass es dazu gar keiner vergleichenden Anatomie bedürfe, ja dass die letztere der wahren Erkenntniss der Stammesgeschichte nur hinderlich sei. Mit der vergleichenden Anatomie wird also auch die Rücksichtnahme auf den entwickelten Organismen verworfen, denn die vergleichende Anatomie ist es ja, die diesen als Faktor gelten lässt.

Wie verhält sich nun in Wirklichkeit die Ontogenie zur Phy-

---

lichen Beziehungen im Auge habe und dabei weder an die Gestaltung noch an die Kombination der bezüglichen Lehrfächer denke, sei hier ausdrücklich bemerkt.

logenie? Diese Frage wird zu beantworten sein, wenn der Werth der vergleichenden Anatomie für die Phylogenie festgestellt werden soll, denn Ontogenie und vergleichende Anatomie verhalten sich in diesem Falle als Konkurrenten.

Wenn das biogenetische Grundgesetz: dass der sich entwickelnde Organismus seine Stammesgeschichte rekapitulire, ohne alle Beschränkung bestände, so böte die Ontogenie den kürzesten, sicher den besten Weg zur Phylogenie. Aber jene Rekapitulation ist überall eine sehr unvollkommene und die ontogenetischen Befunde sind demgemäß längst schon von HAECKEL treffend in zwei Kategorien, in palingenetische und cänogenetische geschieden worden. Diese Unterscheidung hat zwar noch keinen ernsthaften Widerspruch erfahren, sie ward aber auch viel zu wenig beachtet, wie aus den eben erwähnten Behauptungen hervorgeht. Wenn man aber zugeben muss, dass Palingenie und Cänogenie mit einander durchmischt vorkommen, so ist es auch gewiss, dass die Ontogenie nicht als reine Quelle für die Phylogenie gelten kann. Dadurch wird die Ontogenie zu einem Gebiete, auf dem beim Suchen nach phylogenetischen Beziehungen eine rege Phantasie zwar ein gefährliches Spiel treiben kann, auf dem aber sichere Ergebnisse keineswegs überall zu Tage liegen. Zu ihrer Ermittlung bedarf es vor Allem einer Sichtung der palingenetischen und der ontogenetischen Zustände und dazu des Aufwandes von mehr als einem Körnchen kritischen Salzes. Wo soll diese Kritik ihren Ausgang nehmen? Doch nicht in einem Circulus vitiosus, wiederum von der Ontogenie, denn wenn in einem Falle cänogenetische Befunde obwalten, was giebt die Gewähr dafür, dass nicht auch der andere Fall, der zur Vergleichung dienen soll, gleichfalls in cänogenetischer Verhüllung sich befindet. Wenn einmal zugestanden sein muss, dass nicht Alles, was auf dem Wege der Entwicklung liegt, palingenetischer Natur ist<sup>1</sup>, dass nicht jede ontogenetische Thatsache man möchte sagen als bare Münze gelten kann, so ist zur Leistung jener Kritik auch kein Stück der Ontogenie unbedingt verwerthbar. Daran wird nichts zu ändern sein. Jene Kritik muss also einer anderen Quelle entspringen.

Bevor wir uns dieser zuwenden, ist noch ein Einwand hinweg-

---

<sup>1</sup> Ich nehme die Begriffe palingenetisch und cänogenetisch in ihrer ursprünglichen Fassung und betrachte cänogenetische Einrichtungen, weil sie sich ja durch Vererbung wiederholen, desshalb noch nicht als palingenetische. Das Kriterium liegt in dem Verhalten zum ausgebildeten Organismus.

zuräumen, der daraus hervorgeht, dass bei der Anerkennung der Existenz der Cänogenie doch ein Theil der Ontogenese als beweiskräftig angenommen wird.

So kann sich das Zugeständnis der Unvollkommenheit der ontogenetischen Zeugnisse in so fern beschränken, als es die Keimblätter nicht mit umfaßt. Dann kann gesagt werden, die Keimblätter reichen aus zur phylogenetischen Begründung, indem sie die Homologie der Organe bestimmen: alle Organe sind homolog, die aus den gleichen Keimblättern hervorgehen. In dieser Allgemeinheit wäre der Satz schon desshalb nicht haltbar, weil jedes der Keimblätter doch eine Mehrzahl von Organen entstehen lässt. Es müssen also noch andere Kriterien hinzutreten, um jene Homologie wirksam zu begründen und diese Kriterien sind wieder anatomischer Art. Der Rückzug hinter die Keimblätter dürfte also auch hier keine vollständige Deckung finden; und so lange die Fragen bezüglich des mittleren Keimblattes oder des Mesoblast noch nicht völlig aufgeklärt sind, fällt auch auf die daraus sich ableitenden Organe kein sehr helles Licht. Damit sei aber wieder nicht der große Werth in Abrede gestellt, den die Keimblätter als Primitivorgane für die vergleichende Anatomie besitzen, es sei nur behauptet, dass sie nicht ein ausschließliches Fundament für die Vergleichung sind.

Diese Beschränkung tritt recht klar durch die Erwägung zu Tage, dass es sich in zahllosen Fällen um Organe handelt, die einem und demselben Keimblatte entsprungen sind. Man darf hier an die Skelettheile erinnern. Für viele hier bestehende Fragen giebt die Ontogenese oft überraschende Aufklärung, aber nicht wenige sind von daher unlösbar. Das paläontologische Material der Vertebraten ist zum bei Weitem größten Theile ohne alle Beziehungen zur Ontogenese und wird nur durch die vergleichende Anatomie d. h. nur durch die Vergleichung ausgebildeter Zustände beherrscht. Es stünde aber außer aller phylogenetischen Verwerthung, wenn die Ontogenie dabei zur Alleinherrschaft gelangte.

Wir glauben gezeigt zu haben, dass die Ontogenie zur phylogenetischen Erkenntnis nicht ausreicht, indem ihre Thatfachen erst auf den palingenetischen Werth geprüft werden müssen. Diese Prüfung leistet aber die vergleichende Anatomie, in so fern diese die ausgebildeten Organismen behandelt. Worauf gründet sich nun diese Bedeutung der Anatomie? Das wird verständlich aus der Verschiedenheit der Objekte beider. Die Ontogenie hat es mit Zuständen des Organismus zu thun, die unter anderen Bedingungen als nachher

existiren, das Leben des sich entwickelnden Organismus, die Wachsthumsvorgänge, die bei der Differenzirung thätig sind, stehen unter anderen Einflüssen als später, wie ja in großer Verbreitung auch die Ernährung durch schon dem Ei gewordene Zuthaten oder durch andere provisorische Einrichtungen besorgt wird. Bei den meisten der Organe schlummert noch deren Funktion, die mehr erschlossen als beobachtet wird. Die Anatomie dagegen trifft die Organe im ausgebildeten, thätigen Zustande. Der Organismus ist, wenn wir so sagen dürfen, praktisch geworden, während er vorher mehr theoretisch bestand.

Die aus dem physiologischen Werthe der Organe sich ergebende bessere Erkenntnis derselben macht sie zu Vergleichungsobjekten geeigneter als sie ohne jene Berücksichtigung es sind. Zur vollen Einsicht in diese Auffassung wird man durch den Versuch gelangen, bei Prüfung ontogenetischer Zustände von den anatomischen Erfahrungen, gleich als ob sie nicht existirten, abzusehen. Man nehme z. B. die Ontogenese eines Amnioten, dessen Kiemenspalten durch die Vergleichung mit denen der Anamnioten verständlich sind. Nur dadurch, dass wir bei diesen Kiemen auftreten sehen, die uns fremde Gebilde blieben, wenn wir sie nicht in ihrer Funktion am ausgebildeten Organismus der Fische und Amphibien kennen gelernt hätten, sind wir zu einer Deutung jener anderen vergänglichen Bildungen gelangt. Oder möchte Jemand glauben, dass jene Kiemenspalten ohne die Kenntnis der definitiven Kiemen richtig zu beurtheilen wären? Wie ganz anders erscheint uns die Chorda dorsalis, nachdem wir sie im ausgebildeten Zustande niederer Wirbelthiere als ein Dauerorgan kennen gelernt haben! Wir begreifen, wie dieses hier eine so wichtige Rolle spielende Organ zu einem typischen geworden ist, und wir können das noch besser verstehen, wenn wir es schon bei den Tunicaten in der Rolle als Stützorgan finden. Vom Nervensystem wird uns die ektodermale Entstehung erst durch die Kenntnis der niedersten Zustände aufgeklärt, jener Zustände nämlich, in denen es dauernd dem Ektoderm selbst angehört, oder von demselben sich bereits abzulösen im Begriffe steht, wie in manchen Abtheilungen der Cölenteraten. Welches Licht fällt von daher auf die in den Centralorganen dieses Systemes bestehende Lokalisierung in jenen niederen Zuständen zerstreuter Einrichtungen! Nicht weniger verständlich wird die Genese der höheren Sinnesorgane, wenn wir sie in niederen Formen noch in ihrer ursprünglichen Lagebeziehung antreffen. So lange, trotz der genauesten onto-

genetischen Erfahrungen, räthselhaft gebliebene Organe, wie die Schilddrüse und die Hypophysis, haben nur durch die Vergleichung mit der Organisation der Tunicaten eine richtige Deutung gefunden.

Die vergleichende Anatomie liefert auch die Korrekturen für die durch die cänogenetischen Wege der Ontogenese entstehenden Vorstellungen. Ein Beispiel dafür bieten die Lungen der höheren Wirbelthiere. Wenn uns diese als epitheliale Sprossungen geschildert sind, die in die mesodermale Anlage einwachsen, zuerst wenige Schläuche oder Stränge, so gewinnt man daraus die Meinung, als ob der Vorgang nach Art einer Drüsenanlage sich abspiele. Wollte man darauf phylogenetische Folgerungen bauen, so würde man die Lunge von einer Drüse ableiten! Der phylogenetische Gang der Lungenbildung ist aber ein ganz anderer. Denn die Vergleichung mit den Lungen der Dipnoer und der Amphibien zeigt uns einen ganz anderen Vorgang. Wir sehen von da aus und durch die Reptilien hindurch, dass die Lunge ihre Komplikation keineswegs durch sprossende Epithelschläuche, sondern von der Peripherie her, durch Vergrößerung der Innenfläche eines weiteren Raumes empfing. Die allmähliche Zerlegung des ursprünglich einheitlichen Binnenraumes in kleinere Räume durch von der Wand her einwachsende Septa führt endlich zu dem bei den höheren Wirbelthieren waltenden Befunde, indem die so entstandenen größeren Abschnitte wiederum von ihrer Wand her in kleinere zerlegt werden, wofür besonders die Lungen der Schildkröten lehrreich sind. Durch diesen aus der Vergleichung zu erkennenden Process wird die Lunge mit der Schwimmblase der Fische vergleichbar, was durch die bloße ontogenetische Kenntnis nicht möglich ist. Wir lernen aber dadurch auch jene Lungenanlagen der Vögel und Säugethiere erst richtig verstehen und sehen in den Sprossen des Epithelrohres die Äquivalente ganzer Abschnitte, die im niederen Zustande weite Räume sind. So liegen unzählige andere Beispiele in derselben Richtung vor. Überall sind es die Zustände des ausgebildeten Organismus, die uns die ontogenetischen Befunde erleuchten.

Am ausgebildeten Organismus mit seinen mannigfaltigen Beziehungen zur Außenwelt und durch die Rückwirkung derselben auf die Organisation, die daraus ihre Anpassungen gewinnt, treffen wir die Pforten zu Veränderungen geöffnet. Hier ist es, wo der Organismus die Umgestaltungen empfängt, die uns seine Organe in der Ausbildung sowohl als auch in der Rückbildung beurtheilen lässt. Was der Organismus auf dem ontogenetischen Wege zur Entfaltung

bringt, das haben seine Vorfahren einmal früher oder später sich erworben, und dieser Erwerb ist ihnen jeweils während ausgebildeter Zustände zu Theil geworden. Daher werden wir auf jene niederen, den Durchgangsstadien entsprechenden oder ihnen doch ähnlichen Zustände verwiesen, sobald wir den höheren Zustand in seiner Ontogenese verstehen wollen. Sie gehören eben so zur Geschichte des Organismus wie seine einzelnen ontogenetischen Befunde.

Von diesem Gesichtspunkte aus ist die vergleichende Anatomie kein bloßer Ersatz für die in der Ontogenie bestehenden Lücken. Sie ist kein phylogenetischer Nothbehelf, der zu verschwinden hätte, wenn dereinst das gesammte ontogenetische Erkenntnisgebiet offen und klar vorliegen wird. Denn jene Fragen nach dem Woher? der Einrichtungen, nach den Zuständen, in denen sie erworben sind und in denen sie sich praktisch gestalteten, werden bestehen, so lange die Forschung dauert, ja sie werden erst recht in den Vordergrund treten, wenn einmal die Vertiefung der Forschung begonnen haben wird. Auf jene Fragen antwortet aber nur der ausgebildete Organismus; wie ihn die Anatomie kennen lehrt.

Wie die phylogenetische Bahnen betretende Ontogenie der Anatomie nicht entbehren kann, so ist auch die letztere ohne die erstere nur Stttückwerk. Bei der innigen Durchdringung beider, wie die vergleichende Anatomie es postulirt, wäre die Abwägung des Werthes jeder einzelnen der beiden Forschungsmethoden ein unnützes Beginnen. Die vergleichende Anatomie hat sich durch die Ontogenie vervollkommnet, sie hat sich bereichert durch zahlreiche auf ontogenetischem Wege gelöste und auch nur auf diesem zu lösende Probleme, ihre Fundamente sind tiefer gelegt worden, da sie mit Hilfe der Ontogenie nicht bloß den Befund, sondern auch die Geschichte der Organe kennen lehrt. Durch dieses Verhältnis zur vergleichenden Anatomie wird die Bedeutung der Ontogenie nicht gemindert sondern erhöht, denn dadurch erst wird die Erreichung des Endzieles möglich, wie wir es in der Phylogenie erblicken.

Heidelberg, September 1888.

---



# Über *Caryophyllia rugosa* Moseley.

Von

G. v. Koch.

---

Mit 13 Figuren im Text.

---

In dem Report on the scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger, Zoology vol. II. Report on the Corals, 1881 beschreibt<sup>1</sup> MOSELEY eine *Caryophyllia*, welche wegen der octamerale Anordnung ihrer Septen besonderes Interesse in Anspruch nimmt. Es finden sich nämlich bei fünf an zwei verschiedenen Orten<sup>2</sup> gefundenen Exemplaren (die 2—4 mm in der Höhe und 2—4 mm Durchmesser schwankten) an der oralen Fläche 8 Septen erster Ordnung, 8 etwas schwächere zweiter Ordnung und 16 noch schwächere dritter Ordnung und nur an einem kleinen Exemplar 14 oder 15 Septen erster und zweiter Ordnung zusammen. Vier von den genannten Stücken haben 8 Pali, zwei nur 7 Pali, immer stehen dieselben vor den Septen zweiter Ordnung. Die Columella besteht aus 3—9 lamellären Fortsätzen.

Ich erhielt durch die Freundlichkeit des Herrn Professor Dr. v. MARENZELLER in Wien und die Liberalität des k. k. Hofmuseums ein größeres Exemplar der genannten Art zur Untersuchung und

---

<sup>1</sup> Der Beschreibung sind ein Holzschnitt und auf Pl. I unter 8 drei weitere Figuren beigegeben. Ersterer stellt eine Vertikalsektion dar, welche nicht mit der Hauptachse zusammenfällt und deshalb den Schein erweckt, als wären die Zwischenräume in dem aboralen Theil ausgefüllt. Fig. 8 zeigt ein Exemplar, auf einem Steinchen sitzend, von der Seite, nat. Gr., 8a die orale Fläche dreimal vergrößert, 8b einige Runzeln der Theca bei stärkerer Vergrößerung. Die Figuren sind nicht sehr scharf.

<sup>2</sup> Stat. 192. Ki Islands. 126 fath. Stat. 201. Philippine Islands. 102 fath.

kann hier einiges Wenige an der MOSELEY'schen Beschreibung ergänzen. Wichtiger war mir die Möglichkeit, das Wachsthum und die relative Zeitfolge in der Entwicklung der Septen genau darstellen zu können.

Wenn die folgende Darstellung besonders hinsichtlich der Untersuchungsmethode etwas weitläufig ausgefallen ist und Wiederholungen von früher Gesagtem vorkommen, so bitte ich dies zu entschuldigen. Ich habe leider öfter die Erfahrung machen müssen, dass mir von anderen Forschern Weglassungen ganz unwesentlicher und häufig selbstverständlicher Kleinigkeiten als Ungenauigkeit ausgelegt worden ist.

Das untersuchte Exemplar von *Caryophyllia rugosa* wurde in Formosa gesammelt, saß auf einem Steinchen und scheint bei der Erbeutung, wie sich aus der Beschaffenheit der Oberfläche ergibt, noch mit Weichtheilen bedeckt gewesen zu sein, ohne dass sich aber von letzteren noch Reste erhalten haben. Die Gestalt war



1 Ansicht des Skelets von *Caryophyllia rugosa* Mos. Exemplar aus Formosa von der oralen Seite. Kontouren mit der Camera gezeichnet. Durch die Art der Behandlung erscheint das Bild etwas zu flach, der Kelch ist in der Natur mehr trichterförmig.

konisch, ein wenig seitlich zusammengedrückt und etwas gekrümmt. Die Höhe betrug etwas über 8 mm, der Durchmesser am oralen Ende 4,5 zu 5 mm, etwa 2 mm über der Ansatzfläche kaum 3 mm und nahm nach der Basis hin schnell zu, so dass das basale Ende

bedeutend breiter war als das orale. Doch zeigte diese Ausbreitung so wenig regelmäßigen Umriss, war auch stellenweise so dünn, dass von einer genauen Messung abgesehen wurde. — Die orale Fläche, der Kelch (vgl. die Abbildung), bildet eine ziemlich unregelmäßige Ellipse, deren Umriss an den Enden der größeren Septen stärkere, an denen der kleineren schwächere Ausbuchtungen besitzt. Die Dicke der Theca ist am äußersten Rand nur minimal, weiter nach unten variirt sie in den einzelnen Interseptalräumen von 0,2 bis 0,4 mm. Die Anzahl der Septen beträgt 32. Von diesen ragen 16 ca. 1,4 mm weit nach dem Centrum vor und lassen dort einen elliptischen Raum von ca. 2,2 mm Länge und ca. 1,6 mm Breite frei. Die übrigen 16 Septen sind kürzer, 0,8 bis 1,0 mm lang. Innerhalb der Septen befindet sich eine Zone von 8 Pali, die abwechselnd den 16 größeren Septen vorliegen und von diesen eingeschlossen die Columella. Unter den großen Septen lassen sich leicht 8 kräftigere und 8 weniger starke erkennen, die mit einander abwechseln und von denen die letzteren den Pali entsprechen. In ihrer Gestalt stimmen sie ziemlich mit einander überein. Sie sind ziemlich dünn, nur am äußeren Ende etwas verdickt, die innere Hälfte ist stark wellenförmig gebogen<sup>1</sup>, so dass sie sich theilweise gegenseitig bedecken und man desshalb nur in der Nähe der Theca etwas tiefer in die Interseptalräume hineinsehen kann. Als Eigenthümlichkeit der Septen sind seitliche cylindrische oder subkonische Fortsätze zu erwähnen, welche frei in die Interseptalräume hineinragen, in einzelnen Fällen aber auch gegenseitig mit einander verschmolzen sind und dann den Synapticula der Autoren (Pseudosynapticula PRATZ) bei anderen Korallen entsprechen. — Die Pali sind dünne gefaltete, theilweise schraubenförmig gewundene Platten, die, im Ganzen betrachtet, unregelmäßig rundliche Massen darstellen von ungefähr 0,3 mm Durchmesser. Die Columella besteht aus 6 nicht scharf von einander trennbaren, ähnlich wie die Pali gefalteten dünnen Platten und erscheint als eine langgestreckte Ellipse von 1,0 mm Länge bei 0,7 mm Breite. Die Oberfläche der Columella liegt fast 2 mm tiefer als die höchsten Kanten der großen Septen, so dass der »Kelch« ziemlich stark ausgehöhlt ist, eine Eigenschaft, auf die ich hier desshalb aufmerksam mache, weil sie auf der beigegebenen Abbildung nicht deutlich genug

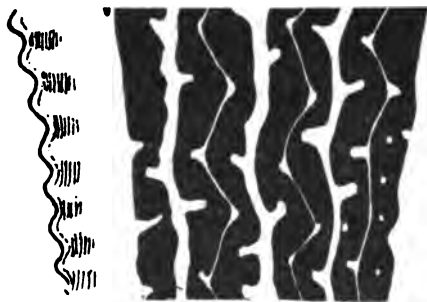
<sup>1</sup> Diesem Verhalten der Septen ist es wohl zuzuschreiben, dass diese in der MOSELEY'schen Fig. 8a so breit erscheinen und auch in der hier gegebenen genaueren Abbildung des Kelches nicht so scharf zu erkennen sind wie in den folgenden Quer- und Längsschliffen.

hervortritt. — Die Außenfläche des Skelets ist ziemlich gleichmäßig von nahezu wagerecht gestellten, scharf hervortretenden Runzeln bedeckt, welche sich bis auf die äußeren Kanten der größeren Septen erstrecken. Sie haben einen regelmäßigen Verlauf, theilen sich auch zuweilen und variiren nur wenig in ihrer Breite. Ihr Querschnitt ist ungefähr ein gleichseitiges Dreieck, die freie Kante ein wenig abgerundet. Die zwischen den Runzeln liegenden Furchen sind flach und etwas breiter als jene. Durchschnittlich fand ich auf 1 mm Länge 7 Runzeln resp. Furchen. Bemerkenswerth erscheint und ist auch schon von MOSELEY angegeben, dass sich auf Schliffen die Furchen in Folge ihrer helleren Färbung bis tief hinein in die Masse der Theca verfolgen lassen. —

Bei der Untersuchung des Inneren musste mit besonderer Vorsicht verfahren werden, weil das Exemplar das einzige seiner Art in dem Wiener Museum ist und es daher wünschenswerth erschien, wenigstens die am meisten charakteristischen Theile zu erhalten. Es wurde desshalb das ganze Skelet zuerst in schwarzes Siegelack eingeschmolzen, dann möglichst senkrecht zur Hauptachse zwei Schnitte geführt, welche den oralen Theil in Form einer nicht ganz 2 mm dicken Platte und den aboralen, der Unterlage noch aufsitzenden und ungefähr eben so hohen Theil abtrennten. Der erstere blieb intakt und wurde, nachdem seine Unterseite gezeichnet (vgl. unten die Beschreibung der Querschliffserie und Abb. XI) mit heißem Alkohol ausgewaschen und aufbewahrt. Das mittlere Stück wurde parallel der Hauptachse, aber etwas außerhalb derselben der Länge nach durchgeschnitten und ebenfalls gereinigt. An ihm sind die sofort anzuführenden Beobachtungen über Gestalt der Septen etc. gemacht.

Das basale Stück wurde nach der schon öfter (Morph. Jahrb. Bd. VIII. pag. 87)

beschriebenen Methode nach und nach abgeschliffen und die Schliffflächen mittels der Camera lucida gezeichnet. Diese Zeichnungen dienten zur Feststellung der später geschilderten Wachsthumsvorgänge. — Die verhältnismäßig nur wenig verdickten Septen verlaufen



Längsschliff durch ein mittleres Stück von *Caryophyllia rugosa*, zwischen Columella und Theca. Camerazeichnung. Die Pseudosynapticula, sowie die Knickungen der Septa sind zu sehen.

zunächst der Theca, von der aus kurze, fingerförmige Fortsätze in die Interseptalräume hineinragen (die weißen Punkte der Abbildung), gerade. Etwas weiter nach dem Centrum (vgl. Abbildung) haben sich die viel dickeren Septen erster und zweiter Ordnung (der scheinbaren) wenig geändert, doch sieht man an ihnen hier sehr deutlich die oben beschriebenen seitlichen cylindrischen Fortsätze (Synaptacula), welche sich ziemlich regelmäßig wiederholen. Die dünnen Septen der (scheinbar) dritten Ordnung dagegen zeigen schon eine sehr deutliche Knickung oder Faltung und die eigenthümlichen Verdickungen an den Knickungsstellen. Weiter nach innen zu beginnen sich auch die größeren Septen ähnlich zu falten und die Abweichungen von der Hauptebene werden so stark, dass sich zum Theil die Ausbiegungen nach der Seite in die entsprechenden Einbiegungen der benachbarten kleineren Septen hineinlegen (wie oben schon angedeutet wurde). Noch mehr nach innen endigen die 16 kleineren Septen frei mit wellenförmigem Rand (auf der Hälfte der Länge der großen Septen), der abgerundet, manchmal auch ein wenig verdickt ist. Die 16 größeren Septen ragen weiter nach dem Centrum zu vor, berühren sich nahezu und bedecken sich auch theilweise gegenseitig. Im oberen Drittel bleiben dabei die 8 (scheinbar) primären Septen (1\*) mit ihren inneren Kanten frei, während die sekundären (2\*) schon hier mit den zugehörigen Pali verschmelzen. Erst viel weiter nach der Basis zu, wo die Pali längst verschwunden sind, verbinden sich auch die Septen 1\* mit der Columella und es lässt sich deutlich erkennen, dass diese ursprünglich durch Verschmelzung der centralen Septenränder zu Stande kommt und erst später eine mehr selbständige Stellung einnimmt. Hinsichtlich des Baues der Pali und der Columella habe ich dem Obigen nur noch zuzufügen, dass beide schon ziemlich nahe am oralen Ende mit einander in Verbindung treten (man vergleiche die Ansicht von oben pag. 11).

Die Entwicklung des Septalapparates, specieller die Art der Vermehrung der Septen wurde auf die vorhin schon angedeutete Weise an dem basalen Abschnitt studirt. Dieser wurde zu diesem Zweck nach und nach abgeschliffen und die Schlifffläche, sobald sie eine wesentlichere Veränderung zeigte, mittels der Camera lucida bei immer gleichbleibender Vergrößerung gezeichnet. In dieser Weise wurde fortgefahren, bis die Koralle auf der einen Seite (in Folge einer geringen Neigung der Schliffebene zur Ansatzfläche) zu Ende war und die Unterlage zum Vorschein kam, während auf der an-

deren sich noch die Reste von 4 Septen und etwas basale und Seitenwand erkennen ließ. Die Zahl der bei dieser Operation erhaltenen Zeichnungen beträgt 58 und schließt dieselbe, da das ganze bearbeitete Stück kaum 2 mm hoch war und zwischen zwei Zeichnungen die Schlifffläche immer mehrere Male kontrollirt wurde, Irrthümer in der Bezeichnung der Septen vollständig aus. Die Zeichnungen sind von der letzten, untersten, die mit 1 bezeichnet wurde, numerirt und sollen nachfolgend kurz beschrieben werden. Einige sind hier kopirt.

**Zeichnung 1.** Es ist nur noch eine Hälfte der Basis vorhanden, auf der noch 4 in der Mitte zusammentreffende und ein kleiner Rest eines fünften Septum zu erkennen sind. Diese wurden mit *a*, *b*, *d*, *e*, *f* bezeichnet. *a* und *d*, *b* und *e* liegen je einander gegenüber; nahezu in einer Geraden. Zwischen *a* und *b*, sowie zwischen *e* und *f* ist der Rest einer centralen Theca vorhanden, zwischen *a* und *b*, aber weit über die Grenze der Koralle hinausreichend, liegen Theile einer Wurmöhre.

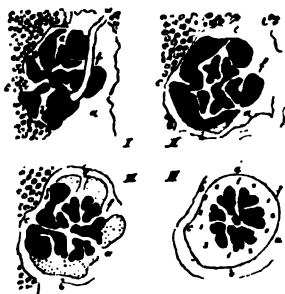
**Zeichnung 2.** Die Septen *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* sind deutlich zu erkennen. Die Wurmöhre zeigt sich im Längsschnitt und viel vollständiger als vorher und geht quer durch die Septen *a* und *f*.

**Zeichnung 3.** Die 6 Septen sind noch deutlicher und enden frei im Centrum, nur *b* *c* sind durch eine schmale Brücke mit einander verbunden. Die Wurmöhre nimmt noch dieselbe Lage ein, erscheint aber nicht mehr im Durchschnitt, sondern in der Aufsicht, nur an den beiden Enden sind zwei elliptische Löcher (Querschnitte) zu bemerken.

**Zeichnung 4.** Diese Zeichnung ist hier in Fig. I kopirt; man erkennt deutlich die primären, mit *a—f* bezeichneten Septen, von denen *b* und *c* noch verbunden sind, Anfänge einer inneren Mauer zwischen *a* *b* und *e* *f* und den letzten Rest der öfter genannten Wurmöhre *w*. Der weiß gelassene Theil der Zeichnung stellt die theilweise verdickte Theca, die kleinen Kreise die Unterlage dar. Aus dem geringen Umfang der Theca in den ersten Schliffen geht hervor, dass die Basis in einer flachen Höhlung sitzt.

**Zeichnung 5.** Septum *a* und *f* sind im Centrum mit einander verschmolzen, eben so *b*, *c* und *d*. *b* ist mit seinem peripherischen Ende von der Theca abgelöst. Eine innere Theca ist vollständig ausgebildet zwischen *a* *b*, *d* *e* und *e* *f*, angedeutet zwischen *b* *c* und *a* *f*. Zwischen den Septen *a—b*, *e—f* lassen sich an der Mitte der inneren Thecastücke kleine Erhöhungen erkennen, die man als

Anlagen von Septen zweiter Ordnung betrachten muss (vgl. Fig. II). Von der Wurmöhre ist der letzte Rest verschwunden.



Zeichnungen 4 = I, 6 = II, 9 = III,  
13 = IV der beschriebenen Serie.

Zeichnung 6. Abgebildet unter Nr. II. Die centralen Enden von *a b* und *c d* sind ziemlich unregelmäßig verbunden, *b* und *d* sind von der Theca losgelöst, *c* in der Mitte unterbrochen. Die innere Theca ist vollständig, bis auf eine Lücke zwischen *c* und *d*. Die in Fig. 5 bemerkten Andeutungen von Septen zweiter Ordnung zwischen *a b* und *e f* erscheinen jetzt schon ganz deutlich, Andeutungen weiterer finden sich zwischen *d e* und *a f*.

Zeichnung 7. Septen *a, b, c, e* in der Mitte verbunden. Die innere Theca zwischen *a b* und *e f* mit den zunächst liegenden Theilen der äußeren Theca verbunden, die Verbindungsstücke sind durchscheinend und erscheinen durch den unterliegenden schwarzen Grund dunkel.

Zeichnung 8. Wie 7, doch ist auch noch zwischen *a* und *f* der Raum, welcher innere und äußere Theca trennte, überbrückt.

Zeichnung 9 (siehe Fig. III). Septen erster Ordnung sämtlich im Centrum mit einander verschmolzen. Septen zweiter Ordnung zwischen *a b, d e, e f, f a* gleichmäßig ausgebildet, zwischen *a b* noch eine Hervorragung, die aber schon in 11 wieder verschwindet. Nur zwischen *b c* und *c d* noch Lücken in dem Zwischenraum der inneren und äußeren Theca, in den anderen Interseptalräumen sind die Stellen, wo früher Lücken waren, dunkler. (In der Figur durch feine Punktirung angedeutet.)

Zeichnung 10. Septum *e* frei, die Lücken zwischen *b c* und *c d* bis auf kleine Reste verschwunden. NB. Von jetzt an ist immer nur der centrale Theil der Querschnitte gezeichnet, da die Dicke der Theca durch sekundäre Anlagen ganz bedeutend ist. Sie zeigt concentrische Verdickungslinien, die theilweise sehr deutlich sind.

Zeichnung 11. Septum *b* und *e* frei. Zwischen *b c* und *c d* deutliche Septen zweiter Ordnung, so dass jetzt die ersten beiden Cyklen vollständig sind.

Zeichnung 12. Nur Septum *f* frei, das Übrige wie bei 11.

Zeichnung 13 (abgebildet Fig. IV). Eben so, aber zwischen *a* und *b* ist ein Septum dritter Ordnung zu bemerken (auf der Figur sind die Septen erster Ordnung mit 1, die der zweiten Ordnung mit 2 bezeichnet).

Zeichnung 14. Septum *b* frei, *c*, *d* und eben so *a*, *f*, *e* mit einander verschmolzen. Zwischen *a* und *b* 2 kleine Septen dritter Ordnung.

Zeichnung 15. Nur die Septen *a*, *f*, *e* mit ihren centralen Enden verschmolzen. Zwischen *a* und *f* 2 kleine Septen dritter Ordnung.

Zeichnung 16—19 (Fig. V). Die Septen verschmelzen ähnlich wie bisher im Centrum abwechselnd mit einander, in 18 alternierend, so dass *a*, *c*, *e* verschmolzen, *b*, *d*, *f* frei sind. Die 4 Septen dritter Ordnung haben sich bedeutend entwickelt.

Zeichnung 20—22. Wenige Veränderungen. Das Septum zweiter Ordnung zwischen *a* und *b* ist im Centrum mit *b* und *d* verschmolzen.

Zeichnung 23 (Fig. VI). Die Septen zweiter Ordnung zwischen *a* *b* und *a* *f* stehen in Größe wenig hinter denen erster Ordnung zurück. Sie sind in der Figur mit 1\* 1\* bezeichnet, um anzuzeigen, dass sie, wie sich in der Folge ergeben wird, zu Septen erster Ordnung bei der scheinbaren Achtzähligkeit werden.

Zeichnung 24—25. Zwischen *b* und *c* ein neues Septum dritter Ordnung.

Zeichnung 26. Wieder ein neues Septum dritter Ordnung zwischen *b* und *c*. Alle Septen erster Ordnung, sowie auch die 1\* im Centrum mit einander verschmolzen.

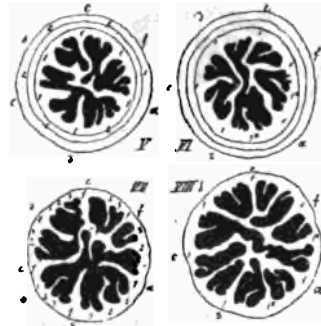
Zeichnung 27—28. Unwesentliche Veränderungen.

Zeichnung 29. Zwischen *c* *d* ein neues Septum dritter Ordnung.

Zeichnung 30 (Fig. VII). Zwischen *d* *e* zwei Septen dritter Ordnung angedeutet, eben so zwischen *e* *f*. — Durch die Zahlen sind die Septen der ersten Ordnung mit 1, die der zweiten mit 2, die der dritten mit 3 bezeichnet, in allen Sektoren, außer *c* *d* und *e* *f*, wo je ein Septum dritter Ordnung fehlt, sind die Septen vollständig.

Zeichnung 30—38. Wenige Veränderungen, doch sind 2 neue Septen dritter Ordnung nach und nach deutlich geworden. Sämtliche 8 großen Septen sind im Centrum verschmolzen.

Zeichnung 39 (Fig. VIII). Die drei ersten Cyklen sind

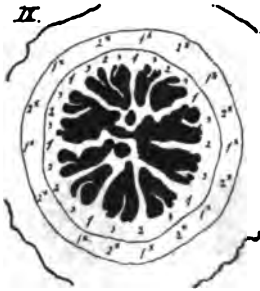


Zeichnungen 19 = V, 23 = VI, 30 = VII, 39 = VIII der Serie.



vollzählig durch die relative Größe der Septen zweiter Ordnung, in den Sektoren *b c* und *e f* macht dieser Schnitt den Eindruck, als sei die Koralle zehnzählig. Bezeichnung wie Fig. VI.

Zeichnung 40—46. An einzelnen Septen des ersten Cyklus sind Vorsprünge »Synaptica« zu sehen, an anderen ergibt sich aus der periodischen Verbreiterung und Verschiebung die wellenförmige Biegung, die oben beschrieben wurde. In den Sektoren *a b* und *a f* zeigen sich Andeutungen von Septen vierter Ordnung.



Zeichnung 47 der Serie.

Zeichnung 47 (Fig. IX). Die Septen vierter Ordnung zwischen *b a f* sind ziemlich deutlich. Die Koralle macht den Eindruck, als sei sie regelmäßig achtzählig mit drei Cyklen. — Auf dem inneren Ring sind die wahren Bezeichnungen, auf dem äußeren die scheinbaren, zum Unterschied von ersteren durch ein \* markirt, angegeben.

Zeichnung 48—54. Die Septen vierter Ordnung in den Sektoren *a b* und *a f* erreichen nach und nach die Länge wie die der dritten Ordnung in den übrigen Sektoren. Die Faltungen der Septen erster und zweiter Ordnung werden immer deutlicher. Zu bemerken ist, dass an den häufigen Verschmelzungen der Septen im centralen Theil fast ausschließlich die Septen zweiter Ordnung Theil nehmen, während die der ersten Ordnung in der Regel freientigen.



Zeichnung 55 der Serie.

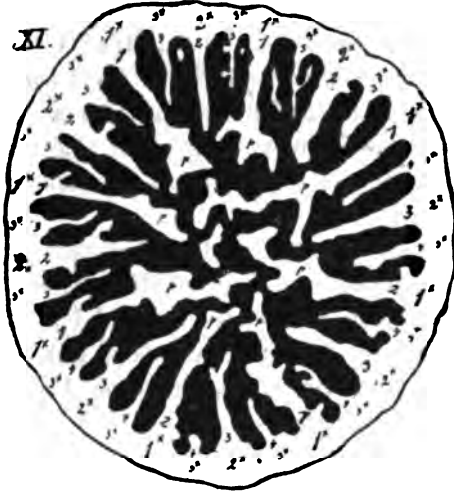
Zeichnung 55 (Fig. X). Diese ist die letzte von der beschriebenen Serie hier wiedergegebene Zeichnung. Sie wurde deshalb gewählt, weil sie zwar schon ganz den achtzähligen Typus zeigt, aber doch noch die ursprünglich sechszählige Anordnung durchscheinen lässt. Die Übersicht wird durch die beigefügten Zahlen erleichtert, von denen die ohne Index die ersten drei wahren Cyklen, die mit einem \* versehenen die ersten beiden scheinbaren

Cyklen bezeichnen.

Zeichnung 56—58. Bieten keine nennenswerthen Abweichungen.

Auf den letzten Schliff der eben geschilderten Serie folgt das

Mittelstück (vergleiche das oben Gesagte), welches auf andere Weise untersucht wurde, und konnte deshalb die Querschnittserie nicht weiter geführt werden. Die obere Fläche dieses Mittelstückes (Fig. XI) schließt sich ziemlich genau an Fig. X an, die Übereinstimmung der Septen konnte durch in die Interseptalräume eingesteckte Stecknadeln mit einiger Wahrscheinlichkeit so festgestellt werden, wie durch die der Abbildung beigeschriebenen Zahlen angedeutet ist.



Orale Schnittfläche des im Text erwähnten Mittelstückes. p Pali.

Danach ist dieser Schnitt ganz regelmäßig achtzählig, die 8 Septen erster Ordnung stehen mit den Pali in Verbindung, die 8 Septen der zweiten Ordnung sind frei, die 16 der dritten sind kürzer und dünner und endigen ebenfalls frei. — Zieht man die aus den Querschnitten sich ergebenden einzelnen Veränderungen des Skelets von unserem Exemplar zusammen, so erhält man für die Entwicklung des Septalapparates von *Caryophyllia rugosa* folgendes Resultat:

Es sind zuerst 6 Septen erster Ordnung vorhanden, denen bald 6 zweiter Ordnung folgen. Beide sind vollständig regelmäßig angeordnet. (Zeichnung 1—12.) Mit dem Auftreten der Septen dritter Ordnung tritt eine Unregelmäßigkeit ein, indem diese in zwei neben einander liegenden Sektoren (*a b*, *a f*) eher auftreten als in den übrigen und zugleich die zwischen ihnen liegenden Septen zweiter Ordnung rascher wachsen als die gleichnamigen in den vier anderen Sektoren. Auf diese Weise entstehen nach

und nach 8 größere Septen (6 erster und 2 zweiter Ordnung) und 8 kleinere (4 zweiter und 4 dritter Ordnung) (vgl. Fig. VI) und die Koralle bekommt den Anschein, als sei sie achtzählig. Nun wird zwar erst der dritte Cyklus vollständig und der Zahl der Septen nach die hexamerale Symmetrie wieder hergestellt, aber bald nachher treten in den genannten zwei Sektoren 8 Septen vierter Ordnung auf. Die Gesamtzahl steigt dadurch auf 32 und, indem diese nicht weiter überschritten wird, auch die Septen sich der Größe nach in drei Cyklen zu 8, 8, 16 Septen ordnen und schließlich 8 Pali angelegt werden, tritt der octomerale Typus ganz rein zu Tage. Wir haben also hier vor uns das interessante Beispiel einer im Alter vollständig regelmäßig achtzähligen Koralle, welche in ihrer Jugend sechszählig war.

Es ist nun noch anzuführen, dass MOSELEY versichert, bei einem zerschnittenen Exemplar von *Caryophyllia rugosa* an der Basis bestimmt 8, nie 6 Septen gesehen zu haben. Ich würde nicht wagen, nach einem Bruch oder Schnitt eine solche Behauptung aufzustellen und glaube, auf die vorhin beschriebene Untersuchung gestützt: MOSELEY hat sich getäuscht.

Darmstadt, den 10. December 1888.

# Beiträge zur Kenntniss des Acalephenauges.

Von

Wladimir Schewiakoff

aus St. Petersburg.

---

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

---

Mit Tafel I—III.

Veranlassung zu vorliegender Arbeit gab die von der philosophischen Fakultät der Universität Heidelberg für das Jahr 1888 gestellte zoologische Preisfrage.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf die Randkörper folgender Formen: *Charybdea marsupialis* Pér. et Les., *Aurelia aurita* Lam., *Cyanea capillata* Esch., *Rhizostoma pulmo* Agass. und *Pelagia noctiluca* Pér. et Les. Von diesen Formen habe ich in Folgendem nur den Bau der beiden ersteren beschrieben, da bei den übrigen keine besonders differenzirten Organe zur Lichtempfindung, d. h. Pigmentflecke, nachgewiesen werden konnten. Zwar behauptet EIMER<sup>1</sup> bei *Rhizostoma pulmo* Agass. (Cuvieri aut.) einen Pigmentfleck und bei *Cyanea capillata* Esch., wenn keinen besonderen Pigmentfleck, so doch einzelne Pigmentzellen gesehen zu haben; ich konnte mich aber an den Exemplaren, welche mir zu Gebote standen, davon nicht überzeugen.

Es war mir leider unmöglich, lebende Exemplare zu untersuchen; ich musste mich mit konservirtem Material begnügen, welches mir durch die Freundlichkeit der Herren Prof. O. BÜTSCHLI, Prof. F. BLOCHMANN und C. HILGER, sowie Dr. H. DEBUS, denen ich hiermit meinen aufrichtigsten Dank ausspreche, zur Verfügung gestellt wurde.

---

<sup>1</sup> TH. EIMER, Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen 1878. pag. 153 und 171.

### Historisches.

Es liegt durchaus nicht in meiner Absicht, auf eine nähere Schilderung der geschichtlichen Entwicklung unserer Kenntnisse über den Bau der Randkörper der Acalephen einzugehen; um so mehr, als dieselbe bereits von O. und R. HERTWIG<sup>1</sup> eingehend gegeben wurde, auf welches Werk daher zu verweisen ist. Ich beabsichtige nur, in aller Kürze die Schriften zu erwähnen, in welchen die von mir untersuchten Formen in Bezug auf ihren Randkörperbau, namentlich während des letzten Decenniums, behandelt wurden. Ich thue dies hauptsächlich aus dem Grunde, um die Punkte hervorzuheben, in welchen meine Beobachtungen von den früheren abweichen.

Die Randkörper der Charybdea wurden zuerst von GEGENBAUR<sup>2</sup> in seinen schönen und eingehenden Untersuchungen der Randkörper verschiedener Medusen beschrieben. Er erkannte vollkommen richtig ihre allgemeine Gestalt und ihren Bau, sowie die Lage der beiden mit Linsen versehenen Augen. Ferner beobachtete er noch mehrere »des lichtbrechenden Körpers entbehrende Pigmentflecke« (pag. 244), erklärte aber ihre Gestalt und Lagerung für unbeständig.

Der histologische Bau dieser höchst interessanten Charybdea-Augen wurde erst viel später von CLAUS<sup>3</sup> untersucht. Er beschrieb im Allgemeinen vollkommen getreu die Anordnung und den feineren Bau sämtlicher histologischen Elemente bis auf einige Details, auf welche ich bei der speciellen Beschreibung der Sinnesorgane einzugehen haben werde. Doch entging diesem genauen Beobachter der complicirte und nicht uninteressante Bau des sogenannten Glaskörpers, sowie der in gewisser Hinsicht sehr wichtige Übergang der Retinazellen in Linsenzellen, wodurch die Auffassung über den Ursprung der Linse vollkommen geändert wird. Gleichfalls differiren unsere Auffassungen über die Funktion der im proximalen Endabschnitt des Randkörperendes gelegenen Zellen.

Fast zu vollkommen denselben Resultaten wie CLAUS kam auch CARRIÈRE<sup>4</sup>, so dass er nur die Angaben des ersteren bestätigte. Der

<sup>1</sup> O. und R. HERTWIG, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.

<sup>2</sup> C. GEGENBAUR, Bemerkungen über die Randkörper der Medusen. MÜLLER'S Archiv für Anat. und Phys. 1856. pag. 241—244.

<sup>3</sup> C. CLAUS, Untersuchungen über Charybdea marsupialis. 1878. (Sep-Abdr. a. d. Arb. d. zool. Inst. zu Wien. Heft 2.)

<sup>4</sup> J. CARRIÈRE, Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885. pag. 92—95.

ganze Unterschied in seiner Beschreibung (pag. 94) besteht darin, dass er Pigmentkörnchen im vorderen Abschnitt der Sehzellen antraf, die »Linsenkapsel« aber vermisste und das Centrum der Linse hohl fand, »von einem feinen Gerinnsel erfüllt«.

In gewisser Beziehung nicht uninteressant sind HAACKE's<sup>1</sup> Untersuchungen der Sinnesorgane der verwandten *Charybdea Rastonii* Haacke, über deren Entwicklung er einige Angaben macht. So besitzen die jungen Individuen dieser Art sechs Augen, die in Zahl, Lage und Bau vollkommen mit jenen der *Char. marsupialis* übereinstimmen. Bei erwachsenen Exemplaren fand HAACKE nur die beiden mit Linsen versehenen Augen, so dass die vier Pigmentaugen rückgebildet werden. Gleichzeitig soll der Glaskörper der Linsenaugen verschwinden und »zu Gunsten der wachsenden Linse resorbiert werden« (pag. 603), was ich jedoch für unwahrscheinlich halte.

Der Bau der Randkörper von *Aurelia aurita* wurde nach EHRENBURG<sup>2</sup>, welcher den Pigmentfleck entdeckte, am eingehendsten von O. und R. HERTWIG<sup>3</sup> geschildert. Sie beschrieben vollkommen richtig nicht nur die äußere Gestalt und Lage des Randkörpers, sondern auch seinen histologischen Bau. In ihrer schönen Arbeit wiesen sie nach, dass der auf der Umbrellarseite des Randkörpers gelegene Pigmentfleck oder Ocellus aus zweierlei Zellen aufgebaut wird, welche von der darunter liegenden Nervenschicht innerviert werden. Hierdurch wurde der Beweis geliefert, dass der Pigmentfleck als ein lichtpercipirender Apparat aufzufassen sei.

CLAUS<sup>4</sup> entdeckte bei *Aurelia* noch ein besonderes Sinnesorgan in der Grube, welche auf der umbrellaren Fläche der Deckplatte gelegen ist und deutete es als Riechorgan.

Diesen drei Forschern entging aber das eigenthümlich gebaute Becherrauge, welches stets dem Pigmentfleck gegenüber auf der subumbrellaren Fläche des Randkörpers sich befindet.

<sup>1</sup> W. HAACKE, Über die Ontogenie der Cubomedusen. Zool. Anz. IX. Nr. 232. 1886. pag. 554—555 und Scyphomedusen des St. Vincent Golfes. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XX. 1887. pag. 596—597 und pag. 602—604.

<sup>2</sup> C. G. EHRENBURG, Die Acalephen des rothen Meeres und die Organisation der Medusen der Ostsee. Berlin 1836.

<sup>3</sup> O. und R. HERTWIG, l. c. pag. 109—115.

<sup>4</sup> C. CLAUS, Studien über die Polypen und Quallen der Adria. Denkschr. der math.-naturw. Klasse der k. Akad. der Wissensch. Wien. Bd. XXXVIII 1877.

Dieses Auge wurde von EIMER<sup>1</sup> beobachtet und als »innerer Pigmentfleck« beschrieben, jedoch sonderbarerweise von anderen Forschern später nicht berücksichtigt. EIMER erkannte vollkommen richtig seine Lage und sein äußeres Aussehen, sowie die nicht uninteressante Thatsache, dass seine Pigmentzellen dem Entoderm angehören. Der feinere Bau wurde aber von EIMER nicht genauer studirt und aus diesem Grunde deutete er es als einen Pigmentfleck, wogegen sein Bau, wie wir weiter sehen werden, bedeutend complicirter ist und dem Typus der Becheraugen entspricht.

Die Randkörper der übrigen von mir untersuchten Acalephen (Cyanea, Pelagia und Rhizostoma) wurden von AGASSIZ<sup>2</sup>, GEGENBAUR<sup>3</sup>, CLAUS<sup>4</sup>, O. und R. HERTWIG<sup>5</sup>, EIMER<sup>6</sup>, HAECKEL<sup>7</sup> und Anderen beschrieben. Am eingehendsten die von Pelagia von GEGENBAUR und O. und R. HERTWIG. Alle diese Forscher (mit Ausnahme von EIMER, s. pag. 21) fanden bei den erwähnten Formen gar keine zur Lichtempfindung dienenden Gebilde, was ich nach eigenen Untersuchungen bestätigen muss.

### Methode der Untersuchung.

Das Material, an welchem ich meine Untersuchungen angestellt habe, war im Allgemeinen gut konservirt und eignete sich vortrefflich zum Studium der histologischen Verhältnisse. Nach der beigefügten Angabe wurden folgende Konservierungsflüssigkeiten angewandt: Osmiumsäure, Pikrinsäure, Pikrinschwefelsäure, Sublimat und Chromessigosmiumsäure.

Von den mannigfachen Färbungsmitteln, die versucht wurden, erwies sich am besten das DELAFIELD'sche Hämatoxylin. Ich gebrauchte stets sehr schwache wässrige Lösungen, in welche die Randkörper auf 24—48 Stunden eingelegt wurden.

Die in Paraffin eingebetteten Objekte wurden in verschiedenen Richtungen in feine Schnittserien von 0,003—0,004 mm Dicke zerlegt. Zum Entfernen des Pigments gebrauchte ich auf Empfehlung

<sup>1</sup> TH. EIMER, l. c. pag. 163—164.

<sup>2</sup> L. AGASSIZ, Contributions to the natural history of the United States of America. Vol. III—IV. 1860—1862.

<sup>3</sup> C. GEGENBAUR, l. c. pag. 237—239.

<sup>4</sup> C. CLAUS, Polypen und Quallen etc. l. c.

<sup>5</sup> O. und R. HERTWIG, l. c.

<sup>6</sup> TH. EIMER, l. c. pag. 152—155 und 169—171.

<sup>7</sup> E. HAECKEL, Das System der Medusen. I. Jena 1879.

des Herrn Prof. O. BÜTSCHLI gewöhnliches Chlorwasser, welches mit etwa  $\frac{2}{3}$  Wasser verdünnt wurde. Die Objekte wurden damit so lange behandelt, bis das Pigment völlig entfärbt war, was gewöhnlich bis zu 24 Stunden beanspruchte. Solche Präparate mussten sehr gut ausgewaschen werden, da sonst Färbungen schwer gelangen. Zum genaueren Studium der nervösen Elemente wurde auf gütige Anweisung des Herrn Dr. K. MAYS die GOLGI'sche Goldmethode angewandt, welche ganz gute Dienste leistete. Das Verfahren bestand in Folgendem: Die Randkörper wurden auf eine halbe Stunde in  $\frac{1}{2}\%$ ige Arsensäure eingelegt und darauf in  $\frac{1}{2}\%$ iges Goldchloridkali auf 20—30 Minuten übergeführt. Nach gehörigem Auswaschen wurde das Objekt in 1%ige Arsensäure der Wirkung der Sonnenstrahlen bei einer Temperatur von 45° C. auf 3—4 Stunden ausgesetzt und dann in üblicher Weise zu Schnittserien weiter bereitet. An solchen Präparaten wurden auch Färbungen angestellt, wobei sich GRENACHER's Alaunkarmin am besten bewährte, welches nur Kernfärbungen gab.

Zum Studium der einzelnen histologischen Elemente sind auch Macerationen versucht worden, die bekanntlich an lange konservierten Objekten schwer gelingen. Ich folgte dabei im Allgemeinen der HERRWIG'schen Methode. Die Randkörper wurden auf  $\frac{1}{4}$  Stunde in ein Gemisch von 0,2% Essigsäure und 0,05% Osmiumsäure in Meerwasser gelegt, in 0,2%iger Essigsäure ausgewaschen und damit weiter 5—6 Tage behandelt. Darauf wurden sie mit BEALE'schem Karmin gefärbt, in einzelne Theile zerschnitten und auf dem Objektträger mit Präparirnadeln in Glycerin zerzupft. Ein nachheriges Klopfen mit dem Perkussionshammer auf das Deckglas ermöglichte eine bessere Trennung der histologischen Elemente.

Nicht unvortheilhaft erwies sich auch das Zerzupfen und Zerklöpfen von dünnen Schnitten in Kanadabalsam.

## I. *Charybdea marsupialis* Péron und Lesueur.

### 1. Allgemeine Gestalt und Bau des Randkörpers. Lage der Augen.

Die Sinnesorgane der *Charybdea* finden sich (gleich denen der übrigen Acalephen) auf den in der Vierzahl vorhandenen Rand- oder Sinneskörpern (Fig. 1—4 *RK*), welche im Grunde der sogenannten Sinnesnischen (*SN*) entspringen. Letztere liegen periradial unweit des Glockenrandes (Fig. 1—4 *GR*) und bilden



ziemlich tiefe, ovale bis herzförmige Gruben der umbrellaren Seitenflächen der Glocke. Diese Gruben oder Sinnesnischen sind apicalwärts (in Bezug auf die Meduse) stark ausgehöhlt und werden an dieser Stelle von etwa dreieckigen, stark vorgewölbten Lamellen, den sogenannten Deckplatten (Fig. 1, 2 und 4 *DP*), welche die Fortsetzung der Schirmumbrella bilden, überdacht. Basalwärts fällt die Wand der Sinnesnischen ziemlich steil zur Glockenfläche ab und erscheint wulstartig aufgetrieben (Fig. 2 und 4). In der Mitte des Nischenbodens, also genau perradial, bemerkt man eine Furche, welche als Längsfurche (Fig. 1—2 *Lf*) weiter bis zum Glockenrande verläuft. Zu beiden Seiten dieser Furche erheben sich zwei Längswülste der Umbrella (Fig. 1, 2 und 4 *LW*), welche gleichfalls bis zum Glockenrande reichen und den Sinneslappchen (Ephyralappen) anderer Acalephen entsprechen. Der Glockenrand setzt sich in ein ziemlich breites Velum (Fig. 3 und 4 *V*) fort, welches senkrecht zur randlichen Glockenfläche steht und an der Subumbrella (Fig. 4 *SU*) durch vier etwa dreieckige Septen (Fig. 3 und 4 *Sp*) oder Frenula (CLAUS) befestigt wird. Jedes Septum liegt einer der Längsfurchen direkt gegenüber und erscheint im Profil (Fig. 4) als eine keilförmige Platte, welche bis zur Sinnesnische (*SN*) hinaufreicht. Längs der ganzen Platte bemerkt man einen Verwachsungsstreifen (Fig. 4 *VS*) der beiden Gefäßlamellen (umbrellare und subumbrellare), welcher sich somit zwischen der Längsfurche der Umbrella und dem Kiele des Septum der Subumbrella ausspannt und bis zum vordersten Ende der Sinnesnische reicht.

Genau an dieser Stelle (Fig. 4), also wo die Glockenwand am dünnsten erscheint und Umbrella und Subumbrella eine innige Verwachsung mit einander bilden, entspringt der Randkörper (*RK*), welcher frei in der Sinnesnische (*SN*) hervorragt. An demselben (Fig. 5 und 6) lassen sich bekanntlich zwei Abschnitte unterscheiden: ein 0,6 mm langer basaler oder Stiel (*S*) und ein 0,8 mm langer und 0,6 mm breiter peripherer oder Sinneskolben (*SK*). Der erstere entspringt apicalwärts im Grunde der Sinnesnische, verjüngt sich distalwärts etwas kegelförmig und ist in eine seichte Vertiefung des Sinneskolbens eingefügt. Letzterer ist länglich, kopfartig aufgetrieben und mit seiner Längsachse zum Stiele gewöhnlich schräg gestellt. Seine Gestalt ist ziemlich unregelmäßig, im Großen und Ganzen ellipsoid mit einem hügelartigen Vorsprunge (Fig. 5 *DO*) an der Fläche (*UF*), welche gewöhnlich nach unten (subumbrellar) gewandt ist. Zur bequemer Orientirung der einzelnen zu besprechenden Theile

wollen wir diese Fläche als untere (Fig. 5 *UF*), die ihr gegenüberliegende als obere Randkörperfläche (Fig. 5 *OF*) und die beiden dazwischen liegenden als die entsprechend linke und rechte Seitenfläche (Fig. 6 *LF* und *RF*) bezeichnen.

Im peripheren Abschnitte des Randkörpers, d. h. im Sinneskolben, liegen die mannigfaltig gebauten Sinnesorgane folgendermaßen angeordnet. Das Distalende wird von einem mächtigen 0,36 mm langen, 0,24 mm breiten Otolithensacke (Fig. 5 und 6 *Ot*) eingenommen, welcher kopfartig nach außen vorspringt. Proximalwärts von ihm, genau in der Medianlinie der unteren (subumbrellaren) Fläche, liegen hinter einander zwei große, mit Linsen versehene Augen. Das eine derselben, näher zum Otolithen gelegene — distale Linsenauge (Fig. 5 und 6 *DO*) ist bedeutend größer und über die Oberfläche des Sinneskolben stark vorgewölbt, wodurch auch die hügelartige Konfiguration der unteren Fläche hervorgerufen wird. Das zweite — proximale Linsenauge (Fig. 5 und 6 *PO*) springt gleichfalls ziemlich stark nach außen vor und seine Linsenachse steht nahezu senkrecht zu der des ersteren. Beiderseits des proximalen Linsenauges, also auf der rechten und linken Seitenfläche, liegen noch vier Augen, welche paarweise und vollkommen symmetrisch angeordnet sind. Ihr Bau ist bedeutend einfacher, da sie der Linse entbehren und als becherförmige nach außen offene Einstülpungen erscheinen. Das distale Paar — distale Becheraugen (Fig. 5 und 6 *Do*) — liegt in einer Ebene, die in der mittleren Entfernung zwischen den beiden Linsenaugen senkrecht zur Medianebene des Randkörpers steht. Diese Augen sind spaltförmig, langgestreckt und schräg distalwärts gerichtet. Das Paar der proximalen Becheraugen (Fig. 5 und 6 *Po*) liegt gleichfalls symmetrisch zu beiden Seiten des proximalen Linsenauges, aber diesem etwas näher. Diese Augen sind bedeutend kleiner und erscheinen in der Flächenansicht etwa nierenförmig. Außer den aufgezählten sechs Augen, welche bereits CLAUS und CARRIÈRE beschrieben haben, fand ich an drei von zwölf untersuchten Randkörpern, die verschiedenen Exemplaren angehörten, noch ein Auge, dessen Lage aber sehr wechselnd war. In zwei Fällen lag es auf der rechten Seitenfläche proximalwärts vom proximalen Becherauge und näher zu ihm; ein Randkörper dagegen trug es auf seiner unteren Fläche genau in der Medianebene zwischen den beiden Linsenaugen. Es war stets äußerst klein, 0,04 mm und erschien als eine ganz seichte Einsenkung des Körperepithels (Fig. 9).

Nach außen wird der gesammte Randkörper von einer einschichtigen Ektoderm (Fig. 7 *Ec*) bekleidet. Dasselbe ist überall gleich, sondern ändert seinen Charakter an verschiedenen Stellen. So sind sowohl die ganze Oberfläche des Otoliths wie die oberflächlichen Partien der beiden Linsenaugen von aus äußerst flachen Zellen bestehenden, Plattenepithel überzogen (Fig. 7 *C* und *Pe*). Von diesen Stellen aus verdickt sich das Epithel allmählich ganz bedeutend und erreicht seine größte Dicke in der Hervorwölbung, welche sich auf der oberen Randfläche befindet und den beiden Linsenaugen direkt gegenüberliegt (Fig. 7 *Se*).

Dieser an gewissen Stellen des Randkörpers (Fig. 7 *Se*) verbleibende ektodermale Epithelüberzug oder das Sinnesepithel setzt sich aus zweierlei Arten sehr langer und schmaler Zellen zusammen, welche als Stütz- und Sinneszellen zu bezeichnen wären.

Die ersteren sind eng mit einander verbunden und bilden, man an Flächenschnitten sehen kann (Fig. 8 *Stz*), ein reticuläres Netzwerk, in dessen Hohlräumen die Sinneszellen (*Ssz*) liegen, welche möglicherweise durch feine protoplasmatische Fortsätze mit den Stütz- und Sinneszellen in Verbindung treten. Was die Gestalt dieser Zellen anbelangt, so sind die Stütz- und Sinneszellen mehr oder weniger cylinderförmig (Fig. 8 und 22 *Stz*) und enthalten in ihrem peripheren Abschnitte einen Kern. Centralwärts verschmälern sie sich allmählich und laufen meistens in einen feinen Fortsatz aus, der an manchen Stellen bis zur Stütz- und Sinneszelle zu verfolgen ist. Die Sinneszellen (Fig. 9 und 22 *Ssz*) sind sehr schmal spindelförmig und verjüngen sich nach beiden Enden in sehr dünne und lange Fortsätze. Der ovale Kern liegt in der spindelförmigen Anschwellung, welche in verschiedener Höhe der Zelle auftritt und somit die ungleiche Länge der peripheren und centralen Fortsätze bedingt. Diese beiderlei Zellen liegen sehr dicht an einander und rufen auf den ersten Blick den Anschein einer Mischschichtung des Epithels hervor: jedoch fällt es nicht schwer, durch Vergleich der Längs- und Flächenschnitte sich vom wirklichen Sachverhalt zu überzeugen. Die gegenseitige Zahl dieser zweifachen Zellen ist eine ziemlich wechselnde: an einigen Stellen überwiegen an Zahl die cylindrischen, an anderen die spindelförmigen Zellen. Letzteres ist namentlich an der Hervorwölbung der oberen Randkörperfläche der Fall (Fig. 7). Nach Analogie mit den Randkörpern anderer Acalephen ist es sehr wahrscheinlich, dass die Sinneszellen mit Cilien besetzt sind, eine Vermuthung, welche bereits

von CLAUS<sup>1</sup> ausgesprochen wurde. Nach dem, was ich von Cilienresten gesehen habe, glaube ich vermuthen zu dürfen, dass die Stützzellen mit vielen kleinen und kurzen Cilien besetzt sind, dagegen die Sinneszellen ein stärkeres und längeres Sinneshaar tragen.

Im Inneren des Randkörpers befindet sich eine unregelmäßig viereckige, 0,36 mm lange und 0,22 mm breite ampullenartige Höhle (Fig. 7), welche durch einen engen im Stiele verlaufenden Kanal (*Gv*) mit dem Gastrovascularraume communicirt. Ihre Wand wird von einem einschichtigen Flimmerepithel — Entoderm (*En*) ausgekleidet. Die Zellen dieses inneren Epithels sind lang, cylinderförmig (0,03 mm lang) und enthalten in ihrer Mitte einen scharf begrenzten ellipsoidalen Kern mit einem deutlichen, stark tingirbaren Kernkörperchen.

Das entodermale Flimmerepithel wird nach außen von einer sehr dünnen, 0,001 mm dicken, gallertartigen Stützlammelle (Fig. 7 *Stl*) begrenzt. Dieselbe ist nichts weiter als die Fortsetzung der Schirmgallerte und lässt sich durch den Stiel, wo sie bedeutend dicker (0,01 mm) ist, verfolgen. Sie umkleidet nicht nur das Entoderm des ampullenartigen Hohlraumes, sondern umgiebt auch den Hohlraum des Otolithensackes, woselbst sie als eine äußerst dünne Lage unterhalb des ektodermalen Plattenepithels (Fig. 7 *Pe*) verläuft. Die Substanz dieser Lamelle erscheint größtentheils homogen und entbehrt, wie bereits CLAUS<sup>2</sup> nachgewiesen hat, jeglicher Zellelemente; von Farbstoffen, namentlich von Hämatoxylin, wird sie stark tingirt. Die Stützlammelle, welche die obere und proximale Epithelwand des inneren Hohlraumes umkleidet, erscheint unbedeutend dicker (0,003 mm) und ist von zarten Fibrillen durchzogen. Diese Fibrillen wurden seiner Zeit von CLAUS<sup>3</sup> an anderen Stellen der Gallerte (unterhalb der Längsfurchen, welche zwischen den Kanten- und Seitenflächen des Charybdeakörpers verlaufen) gefunden und als Gebilde gedeutet, welche die Rigidität der Gallerte erhöhen.

Außer dieser eigenthümlichen Struktur sieht man noch von der der oberen Randkörperfläche zugekehrten Partie der Stützlammelle mehrere gleichfalls fibrilläre, lamellenartige Fortsätze entspringen (Fig. 7 *G*), welche sich, mehrfach theilend, in sehr dünne, fadenförmige Fäserchen auslaufen. Diese Fortsätze stehen meist senkrecht zur Oberfläche der Stützlammelle, durchziehen die dicke Nervenfaserschicht (*Nf*) und verbinden sich mit den zarten Fortsätzen der

<sup>1</sup> C. CLAUS, l. c. pag. 30.

<sup>2</sup> l. c. pag. 39.

<sup>3</sup> l. c. pag. 40.

**Stützzellen des Sinnesepithels (*Se*).** Bedeutend zahlreicher sind diese Fortsätze im proximalen Endabschnitte des Sinneskolben vorhanden (Fig. 7 *G*). In dieser Gegend bemerkt man außerdem noch einen ziemlich dicken (0,02 mm) gallertigen Stiel (*G.St*), welcher bis zur Linse des proximalen Linsenauges reicht und derselben als Stütze dient. Proximalwärts von diesem Stiele entspringen ganze Bündel gallertige Fasern (*G*), welche sich nach verschiedenen Richtungen des Raumes mehrfach theilen und sogar unter einander anastomosiren. Auf diese Weise entsteht ein maschiges Wabengerüst (Fig. 7, 11 und 22 *G*) von gallertiger Stützsubstanz, dessen zarte Ausläufer sich wiederum mit den Fortsätzen der Stützlamellen des Sinnesepithels verbinden. Ja, man gewahrt sogar in diesen Netzfaseren einzelne langgestreckte Kerne (Fig. 22 *n*), welche zweifellos den Kernen der Stützzellen entsprechen und somit den Ursprung des Wabengerüstes und der Stützlamelle selbst erläutern.

Dieses gallertige Gerüstwerk dient zweifellos zur Stütze des in der proximalen Randkörperregion mächtig entwickelten Nervengewebes und besonders der zarten Ganglienzellen (*Gz.m*), die daselbst in großer Zahl angehäuft sind. Bei einigen Exemplaren gewahrt man eine entsprechende gallertige Lamelle auch von der der unteren Randkörperfläche zugekehrten Stützlamelle entspringen (Fig. 7 *G*). Dieselbe liegt in der Medianebene des Randkörpers zwischen den beiden Linsenaugen und gabelt sich in mehrere dünne Ausläufer, welche gleichfalls mit den centralen Enden der Stützzellen in Verbindung stehen.

Nach außen von der Stützlamellenschicht (den Otolithensack natürlich ausgenommen), also zwischen derselben und dem ektodermalen Epithelüberzug, befindet sich eine mächtige Schicht von Nervengewebe (Fig. 7 *Nf*), welche ihrem Volumen nach den größten Theil der Randkörpersubstanz bildet. Diese Nervenmasse umfasst allseitig die Sehorgane, welche in dieselbe wie in ein Polster eingesenkt erscheinen. Auf den feineren Bau der Nervenschicht werde ich weiter unten eingehen.

## 2. Bau der einzelnen Augen.

### a. Proximale Becheraugen (Fig. 5, 6, 10 und 11 *Po*).

Die zwei, auf den beiden Seitenflächen gelegenen proximalen Augen zeigen einen verhältnismäßig ziemlich einfachen Bau. Sie sind in die Körperoberfläche eingesenkt und besitzen die Gestalt

eines kleinen, 0,08 mm tiefen Bechers (Fig. 10 *Po*), der nach außen offen und nach innen kolbenartig erweitert ist. Derselbe ist in der Längsrichtung des Randkörpers etwas komprimiert und an seiner distalen Wand schwach eingebuchtet, so dass sein Querschnitt etwa nierenförmig (Fig. 11 *Po*) erscheint. Der innere Hohlraum des Bechers, welcher nach außen sich halsförmig verengt, wird von einer Retinaschicht umgeben.

**Retina.** Die Retina besteht aus radiär angeordneten Zellen, welche allmählich in die Epithelzellen des Ektoderms (Fig. 10) übergehen. Entsprechend den letzteren lassen sich auch zweierlei Art Retinazellen unterscheiden, welche vollkommen dieselbe Anordnung und einen ähnlichen Bau wie die beschriebenen Sinnesepithelzellen besitzen.

Die einen sind länglich, cylindrisch, mit gerade abgestutztem oder kegelförmig erweitertem centralen (in Bezug auf den Augenbecher) und gewöhnlich ziemlich spitz auslaufendem peripheren Ende (Fig. 10 und 11 *Pz*). Die vorderen Abschnitte dieser Zellen sind mit gelbbraunem bis dunkelbraunem feinkörnigen Pigment erfüllt, welches sich bis über die Hälfte der Zellen erstreckt und öfters sogar den in der Mitte gelegenen Kern verdeckt. Jedoch sind nicht alle Zellen gleichmäßig pigmentiert, sondern die einen mehr, die anderen weniger; eine besonders starke Pigmentanhäufung zeigen die Retinazellen der distalen eingebuchteten Becherwandung (Fig. 10 und 11 *DW*). Alle diese Zellen wären wegen der beschriebenen Einlagerung als Pigmentzellen zu bezeichnen. Sie entsprechen den Stützzellen des Sinnesepithels und stehen gleichfalls unter einander in netzigem Zusammenhang.

Zwischen den Pigmentzellen, d. h. in den Maschen des Netz- oder Wabenwerks sind die nach einem anderen Typus gebauten Zellen (Fig. 10 und 11 *Sz*) eingelagert, welche als lichtpercipierende Elemente erscheinen und demnach als Sehzellen zu bezeichnen wären. Sie sind bedeutend länger als die Pigmentzellen und besitzen eine spindelförmige Gestalt mit zwei schmalen, verschieden langen Ausläufern.

Die spindelförmigen Anschwellungen der Sehzellen, welche einen ovalen Kern enthalten, lagern sich zwischen den kegelförmig auslaufenden peripheren Fortsätzen der Pigmentzellen und füllen auf diese Weise die entstandenen Lücken aus. Mit ihren langen centralen Enden schieben sie sich aber zwischen die Centraltheile der Pigmentzellen hinein und endigen auf gleicher Höhe mit denselben,

wobei sie öfters eine kegel- oder knopfartige Erweiterung zeigen. Von diesen Erweiterungen entspringen kleine geißelartige Fäden, welche in den Innenraum des Augenbechers hineinragen und von denen man an einigen Stellen ziemlich deutliche Reste gewahren kann. Der ganze periphere Abschnitt der Sehzellen scheint aus einem etwas dichteren (stärker lichtbrechenden) Protoplasma zu bestehen und ist gleichfalls pigmentirt. Die Pigmentkörner liegen aber hier nicht im Inneren des stäbchenartigen Fortsatzes, sondern an seiner Peripherie, wie man sich leicht an Querschnitten überzeugen kann. (Vgl. den entsprechenden Querschnitt der Retina des distalen Linsenauges Fig. 19.)

Die peripheren Fortsätze der Sehzellen sind bedeutend kürzer als die centralen und laufen in dünne Fasern aus, welche sich direkt in die Nervenfasern fortsetzen. Zuweilen sieht man sogar eine direkte Verbindung derselben mit den darunter liegenden centralen Fasern der Ganglienzellen (Fig. 10 und 11 *Gz*).

Glaskörper. Der innere, etwa birnförmige Hohlraum des Augenbechers wird von einer fein granulirten Masse, dem Glaskörper, ausgefüllt (Fig. 10 und 11 *Gl*), in welcher sehr kleine gelbe Pigmentkörnchen anzutreffen sind. Diese Masse erfüllt aber an Präparaten nicht den ganzen Innenraum des Bechers, sondern ist gewöhnlich auf seine Mündungsregion beschränkt und verschließt pfropfartig die nach außen führende Öffnung (Fig. 10). Ich vermute jedoch, dass diese einseitige Ansammlung des Glaskörpers kein normales Verhältnis bildet, sondern durch die beim Konserviren stattfindende Gerinnung verursacht wurde. Es ist wohl sehr wahrscheinlich, dass der Glaskörper, im lebenden Zustande von zähflüssiger Konsistenz, den ganzen Hohlraum erfüllt, da man an mehreren Stellen der Retinawand einzelne Reste desselben gewahrt, welche den Pigmentzellen fest anliegen. Daraus wäre aber wohl zu schließen, dass der Glaskörper von den Pigmentzellen abgesondert wird, was auch deshalb noch wahrscheinlicher wird, weil er an den Stellen, wo die Pigmentzellen zahlreicher sind (im oberen distalen Abschnitte des Bechers), sich massenhafter vorfindet.

Demnach würde der beschriebene Glaskörper die Funktion eines Schutzgebildes der feinen cilienartigen Fortsätze der Sehzellen besitzen, welche in denselben hineinragen. Letztere sind äußerst zart und sehr schwer zu beobachten; von ihrem Vorhandensein überzeugt man sich jedoch am besten an Macerationspräparaten.

b. Distale Becheraugen (Fig. 5, 6, 10 und 11 *Do*).

Die beiden distalen Augen sind genau nach demselben Typus wie die proximalen gebaut. Sie erscheinen als 0,23 mm lange, 0,07 mm breite und 0,1 mm tiefe, langgestreckte taschenartige Einstülpungen des Sinnesepithels mit schräg distalwärts gerichteter Längsachse (Fig. 5, 6 und 10 *Do*). Die der oberen Randkörperfläche zugewendete Kante des spaltförmigen Augenbeckers (Breite 0,009 mm) ist in proximaler Richtung unbedeutend umgebogen. Die Umbiegung fehlt im oberflächlichen Theil des Augenbeckers noch und wächst gegen den Bechergrund zu (Fig. 11 *Do*) allmählich stärker aus. Der ganze innere Hohlraum des Augenbeckers wird von Retinazellen ausgekleidet, welche vorn unmittelbar in das Sinnesepithel übergehen (Fig. 10).

**Retina.** Die Retinaschicht besitzt vollkommen denselben Bau wie bei den proximalen Augen. Sie wird gleichfalls aus zweierlei Zellen, nämlich Pigment- und Sehzellen (Fig 10 und 11 *Pz* und *Sz*) aufgebaut. Diese Zellen sind aber nicht über die ganze Becherwandung gleichmäßig vertheilt, ja es zeigen sogar einige Pigmentzellen eine Abweichung in der Form, welche CLAUS (l. c.) nicht berücksichtigte. Die Zellenelemente, welche die distale Wand (Fig. 10 und 11 *DW*) bilden, entsprechen in Bau und gegenseitiger Anordnung vollkommen denen der proximalen Augen. Der einzige Unterschied, welcher hervorzuheben wäre, ist eine geringere Pigmentirung der Pigmentzellen und bisweilen ein Fehlen derselben in den Sehzellen. Um so stärker ist aber die Pigmentansammlung in den Pigmentzellen der proximalen Wand (*PW*). Dieselben zeigen auch eine abnorme Gestalt, in so fern ihr centrales Ende stark kolben- oder birnförmig aufgetrieben erscheint. Peripherisch verjüngen sich die Zellen unbedeutend, um weiter eine spindelförmige Anschwellung zu bilden, die den Kern enthält, und in einen spitzen peripheren Faden ausläuft.

Diese Zellen sind am stärksten in dem der oberen Randkörperfläche näher gelegenen Ende des Augenbeckers ausgebildet, wo das Lumen des inneren Hohlraumes am engsten ist, und gehen in die Richtung zur unteren Randkörperfläche allmählich in die gewöhnlichen Pigmentzellen über. An dieser Stelle (Fig. 11) sind die Sehzellen am spärlichsten vorhanden, ja scheinen sogar bisweilen vollkommen zu fehlen. Dafür wird aber die am oberen Ende der Einstülpung proximalwärts



einspringende Ausbuchtung ausschließlich von Sehzellen erfüllt, die des Pigments vollkommen entbehren, so dass diese Stelle pigmentlos erscheint (Fig. 11 bei *Sz*). Im Umkreise dieser Ausbuchtung finden wir auch die größte Ansammlung der Ganglienzellen (Fig. 11 *Gz*).

Glaskörper. Alles, was wir über den Glaskörper bei den proximalen Becheraugen gesagt haben, bezieht sich auch auf die distalen. Die größte Menge Glaskörper finden wir ebenfalls in der Mündungsregion (Fig. 10 *Gl*); in der Tiefe dagegen nur einzelne Partien desselben, welche der gesamten Retinawand fest anhaften und besonders deutlich an der proximalen Wand zu sehen sind. An einigen Präparaten erscheint hier (Fig. 11 *PW*) der Glaskörper sogar in Gestalt von kleinen, halbkugeligen, stark pigmentirten Kapfen, welche die Pigmentzellen überdecken.

Dagegen findet man keine Spur von Glaskörperresten in der proximalwärts einspringenden Umbiegung, dagegen einzelne, ziemlich deutliche, cilienartige Fortsätze (Fig. 11), welche von den centralen Enden der Sehzellen entspringen. Dieses Verhältniß bestätigt wiederum die weiter oben ausgesprochene Vermuthung, dass der Glaskörper ein Abscheidungsprodukt der Pigmentzellen ist.

### c. Grubenartiges Auge (Fig. 9).

Diese äußerst kleinen, 0,04 mm im Durchmesser fassenden Augen kommen, wie oben bemerkt wurde, ziemlich selten vor. Ihr Bau erläutert gewissermaßen die Entstehungsweise der eingesenkten Becheraugen. Es handelt sich um grubenartige Vertiefungen des Sinnesepithels, in welchen man wiederum zweierlei Zellformen gewahrt (Fig. 9 *Pz* und *Sz*).

Dieselben unterscheiden sich von den Sinnesepithelzellen des Randkörpers nur dadurch, dass die cylinderförmigen Stützzellen (*Stz*) pigmentirt erscheinen.

### d. Distales Linsenauge (Fig. 5—7, 12—14 und 16—20).

Dieses Auge besitzt im großen Ganzen die Gestalt eines abgeplatteten Rotationsellipsoids (Fig. 7) mit einer Längsachse (= Augenachse) von 0,03 mm und einer 0,4 mm langer Querachse. Die äußere (periphere) Region der nach außen vollkommen abgeschlossenen Augenblase ist konvex über die Randkörperoberfläche vorgewölbt, wogegen die innere Polregion etwas abgeflacht erscheint. — An dem Auge lassen sich folgende Theile unterscheiden:

1) *Cornea*. Die über die Oberfläche konvex vorspringende Augenpartie wird nach außen durch ein flaches Plattenepithel (Fig. 7 und 12 C) begrenzt. Diese sogenannte Cornea bildet die unmittelbare Fortsetzung des Körperepithels und besteht aus einer Schicht äußerst niederer (0,001 mm), aber breiter (0,006 mm) Zellen. Sie sind glashell, anscheinend strukturlos und enthalten einen mit Hämatoxylin stark tingirbaren Kern, welcher fast das ganze Zelllumen ausfüllt. Diese Zellschicht erstreckt sich nur auf die konvexe Hervorwölbung, welche durch die darunter liegende Linse verursacht wird und besitzt eine gleichmäßige Dicke. Im Umkreise dieser Region nimmt sie allmählich an Dicke zu und geht in das Körperepithel (Sinnesepithel) über, welches aus zweierlei Zellen aufgebaut wird.

2) *Linse*. Dicht unterhalb der Cornea, durch keine Zwischenschicht getrennt, befindet sich die Augenlinse (Fig. 7 L). Sie ist meist kugelig (Durchmesser 0,22 mm) oder ellipsoidal und dann in der Richtung der Augenachse oder senkrecht zu derselben unbedeutend gestreckt, so dass die Differenz beider Achsen etwa 0,018 mm beträgt. An ihren beiden Polen ist die Linse ungleichmäßig gewölbt und zwar am äußeren schwächer als am inneren.

Die Linse ist ein deutlich zelliges Gebilde, an dem man zwei Schichten von Zellen unterscheiden kann: eine schmale periphere und eine centrale. Die Zellen der peripheren Schicht sind kolbenförmig und an einem Ende in spitz auslaufende, sehr stark lichtbrechende Fäden ausgezogen (Fig. 7 und 12 Lz). Die kolbenartig aufgetriebenen Enden der Zellen, welche stets einen scharf umschriebenen rundlichen Kern enthalten, legen sich an die Oberfläche der Linse an und entsenden ihre dicht an einander verlaufenden Fortsätze zum äußeren Pole, wo die sich entgegenkommenden höchst wahrscheinlich zwischen einander greifen. Die feinen Fortsätze sind zu dünn und zu dicht an einander gedrängt, als dass man ihr gegenseitiges Verhalten ermitteln könnte.

Die Zellen der centralen Schicht (Fig. 7) sind verhältnismäßig groß, cylindrisch und in der Richtung der Augenachse langgestreckt. Die in der Mitte der Linse gelegenen sind vollkommen cylindrisch, die der Peripherie genäherten dagegen mehr oder weniger bogenförmig, mit ihren beiden Enden der Achse zugeneigt. Auf diese Weise erscheint der Centraltheil der Linse bis auf den innersten Theil aus concentrisch über einander greifenden Zellen aufgebaut.

Das Protoplasma dieser Zellen ist feinkörnig granulirt und

ziemlich stark lichtbrechend. In einigen Zellen gewahrt man auch einen kleinen, rundlichen, ziemlich schwer tingirbaren Kern.

Der zellige Bau der Linse wurde bereits von CLAUS<sup>1</sup> erkannt, jedoch die Anordnung der Zellen nicht vollkommen ermittelt. CARRIÈRE<sup>2</sup> bemerkte nichts von den Zellen der centralen Schicht und beschrieb das Centrum der Linse als »hohl, von einem feinen Gerinnsel erfüllt«.

3) Retina. Die etwa napfförmig gestaltete, innen mehr oder weniger abgeflachte und nach außen zu sich verengende Augenblase wird von einer Retinaschicht (Fig. 7 *R*) ausgekleidet. Letztere reicht bis zur Cornea, umfasst also die Linse hinten und seitlich, so dass dieselbe in der Retina wie eingebettet liegt und nur mit ihrem äußersten, konvex vorgewölbten Pole aus dem Retinabecher hervorschaut. In Wirklichkeit ist aber die Linse in den Retinapf nicht nur einfach eingesenkt, wie es CLAUS und CARRIÈRE beschrieben haben, sondern bildet, wie wir noch sehen werden, die äußere umgewandelte Wand der ursprünglichen Augenblase.

Die Retina ist einschichtig und wird aus radiär angeordneten Zellen zusammengesetzt. Dieselben sind im Augengrunde am längsten, nämlich bis 0,025 mm, verkürzen sich allmählich gegen die Cornea und gehen schließlich in die Linsenzellen über (Fig. 12). Der größte Theil der Retinaschicht, mit Ausnahme ihres äußersten cornealen Abschnittes, besteht, wie bei den Becheraugen, aus zweierlei Zellformen: cylindrischen bis kegelförmigen Pigmentzellen (Fig. 12 und 13 *Pz* und Fig. 14) und spindelförmigen Sehzellen (Fig. 12 und 13 *Sz* und Fig. 16 *a—c*).

Die gegenseitige Anordnung dieser beiden Arten von Retinazellen entspricht vollkommen jener der Sinnesepithelzellen und lässt sich am besten an Querschnitten der Retina erkennen. Führt man einen Schnitt durch die obere (centrale in Bezug auf den Augenmittelpunkt) Region der Retina (etwa in der Höhe *x, y*, der Fig. 13), so gewahrt man ein protoplasmatisches, stark pigmentirtes Maschenwerk (Fig. 19), in dessen Knotenpunkten die dunklen Pigmentzellen (*Pz*), in dessen Maschen aber die Durchschnitte der centralen Enden der Sehzellen (*Sz*) liegen. In tiefer geführten (etwa in der Höhe *x, y*, der Fig. 13) Schnitten (Fig. 20), wo die spindelförmigen Anschwellungen der Sehzellen (*Sz*) und die peripheren Fortsätze der Pigmentzellen (*Pz*) getroffen sind, erblickt man das gleiche Verhältniss.

<sup>1</sup> l. c. pag. 37.    <sup>2</sup> l. c. pag. 94.

Die Gestalt der Retinazellen ist ungemein variabel und wäre durch die Wachstumsverhältnisse, welche durch ihre gegenseitige Lage bedingt werden, zu erklären. Namentlich sind es die Pigmentzellen, welche in ihrer Gestalt sehr differiren, wie man aus Fig. 14 *a—e* ersehen kann. Im Allgemeinen sind sie kegelförmig mit erweitertem, gerade abgestutztem oder abgerundetem centralen Ende (*c*) und spitz auslaufendem peripheren Ende (*p*). Zuweilen zeigen sie in ihrer Mitte eine spindelförmige Anschwellung an der Einlagerungsstelle des Kernes (*n*) und erscheinen dann flaschenförmig (Fig. 14 *b* und *c*). Sie werden fast in ihrer ganzen Länge von feinkörnigem Pigment erfüllt, dessen Ansammlung im centralen Drittel am stärksten ist, wesshalb dieses dunkelbraun erscheint.

Die dazwischen liegenden 0,04 mm langen spindelförmigen Sehzellen (Fig. 16 *a—c*) sind meist an ihrem centralen Ende (*c*) knopfartig erweitert und setzen sich in ein langes, stark lichtbrechendes, fadenartiges Gebilde (*Sz*) fort, welches bis zur Linse reicht (Fig. 12 und 13). Das centrale dünne Ende der Sehzellen ist, wie bereits CARRIÈRE<sup>1</sup> gefunden hat, pigmentirt. Das Pigment durchsetzt aber nicht das ganze Protoplasma des centralen Zellenabschnittes, sondern ist auf seine Oberfläche beschränkt (Fig. 19 *Sz*), so dass der innere, axiale, stark lichtbrechende Theil vollkommen frei von demselben ist. Auch ist das Pigment in Gestalt von äußerst kleinen Körnchen in der unterhalb der Retinaschicht gelegenen Nervenfaserschicht vorhanden (Fig. 7, 12 und 13 *P*). Die Sehzellen sind am längsten im Grunde der Retina; an der Seitenwand des Augenbeckers werden sie kürzer (Fig. 7) und in seiner äußeren Region sogar spärlicher an Zahl, bis sie am äußersten Ende derselben vollkommen schwinden (Fig. 12). Dieser äußerste Rand des Retinabeckers besteht ausschließlich aus eigenthümlich gebauten Pigmentzellen (Fig. 7 *Ir*, Fig. 12 *Irz*) und wurde bereits von CLAUS<sup>2</sup> und später von CARRIÈRE<sup>3</sup> mit einer Iris verglichen. Ihrer Gestalt nach ähneln diese Zellen sehr den Pigmentzellen, welche im oberen Ende der proximalen Retinawand der proximalen Becheraugen anzutreffen sind. Sie sind spindelförmig (Fig. 12 *Irz* und Fig. 14 *e*) mit spitz auslaufendem oder zuweilen etwas erweiterten peripheren und sehr mächtigem birnförmig angeschwollenen centralen Ende, welches sehr stark pigmentirt ist.

Diese Iriszellen, wenn man sie so nennen darf, stoßen auf den

<sup>1</sup> l. c. pag. 93.    <sup>2</sup> l. c. pag. 37.    <sup>3</sup> l. c. pag. 93.

Rand des äußersten Abschnittes der Linse (Fig. 12), welche in diesem Parallelkreis schwach eingeschnürt erscheint, und gehen allmählich in Linsenzellen über. Der Übergang vollzieht sich, indem das Pigment vollkommen schwindet und der annähernd in der Mitte der Zelle gelegene Kern sich allmählich in den centralen Abschnitt der Zelle verschiebt. Hand in Hand mit dieser Verlagerung des Kerns wird auch die mittlere, den Kern führende, spindelförmige Anschwellung ausgeglichen und wir bekommen Zellen mit kolbig angeschwollenem, den Kern enthaltenden, centralen und faserförmig ausgezogenen, peripheren Ende, d. h. typische Linsenzellen (Fig. 12 *Lz*), wie sie die periphere Schicht der Linse bilden.

Dieser kontinuierliche Übergang der Retinazellen in Linsenzellen führt uns aber zum Schlusse, dass das distale Linsenauge eine vollkommen abgeschlossene Blase ist, deren äußere Wandregion sich zu einer kugeligen Linse, die übrige aber zu einer napfförmigen Retina differenzierte. Diese für die Morphologie jenes Auges grundlegende Thatsache erkannte zuerst Prof. BÜTSCHLI bei der Durchsicht meiner Präparate.

4) Sogenannter Glaskörper. Zwischen Retina und Linse befindet sich eine glashelle, anscheinend strukturlose Substanz, der sogenannte Glaskörper, welcher den Innenraum der Augenblase vollkommen ausfüllt. An demselben lassen sich zwei verschieden stark tingirbare Schichten unterscheiden, die jedoch nicht bei allen untersuchten Randkörpern mit Deutlichkeit wahrzunehmen sind.

Die eine Schicht (Fig. 7, 12 und 13 *h. Gl*) ist ziemlich dünn, 0,007 mm dick, hyalin und umgiebt die ganze in die Augenblase eingesenkte Oberfläche der Linse. Von CLAUS<sup>1</sup> wurde sie als »Linsenkapsel« beschrieben, von CARRIÈRE<sup>2</sup> dagegen vermisst. Sie ist wohl zweifellos ein Abscheidungsprodukt der Linsenzellen, denen sie auch fest anliegt.

Weit interessanter und complicirter ist der Bau der anderen, bedeutend dickeren Schicht (Fig. 7, 12 und 13 *Gl*), welche im Längsschnitt der Augenblase halbmondförmig oder C-förmig erscheint (Fig. 7 *Gl*). Sie liegt der Retina unmittelbar an, reicht aber nicht bis an das äußerste Ende derselben, sondern erstreckt sich bloß bis zum Beginn der Iriszellen (Fig. 12 *Ir*). Von dieser Stelle ab wird die Lücke zwischen Retina und Linse von der ersterwähnten, hyalinen Schicht ausgefüllt. Diese zweite, von CLAUS<sup>3</sup> als »mit zahl-

<sup>1</sup> l. c. pag. 37.

<sup>2</sup> l. c. pag. 94.

<sup>3</sup> l. c. pag. 37.

reichen Tröpfchen erfüllte Substanz«, von CARRIÈRE<sup>1</sup> als »blasige Gallertmasse« beschriebene Schicht erscheint vollkommen homogen, ziemlich stark lichtbrechend und ist zweifellos ein Absonderungsprodukt der darunter gelegenen Pigmentzellen. Ihre ganze Masse wird von radiär verlaufenden, gegen die Linse zu kegelförmig zugespitzten Röhren (Fig. 7, 12 und 13) durchzogen, in welchen die sehr stark lichtbrechenden fadenartigen Fortsätze der Sehzellen (*St*), welche mit Stäbchen zu homologisieren wären, eingelagert sind.

Diese Fortsätze, welche den knopfartig angeschwollenen centralen Enden der Sehzellen aufsitzen (Fig. 12, 13 und 15 *a—e*) oder vielmehr eine direkte Fortsetzung derselben bilden, durchsetzen zum Theil in schiefen Zügen die ganze Glaskörperschicht sowohl wie die hyaline, der Linse anliegende Schicht und reichen bis zur Peripherie der Linse, wo sie meistens zwischen zwei Linsenzellen endigen (Fig. 12 und 13). Die axialen, d. h. in der Nähe der Augenachse gelegenen, fadenartigen Fortsätze scheinen an der Grenze der beiden Glaskörperschichten sich zu gabeln oder anastomosiren sogar mit den benachbarten Fortsätzen. Im retinalen Abschnitte des Glaskörpers, zwischen den ihn durchziehenden hohlen Röhren, findet man noch Ansammlungen von Pigmentkörnchen (Fig. 7 und Fig. 12—13 *Pk*), welche den centralen Enden der Pigmentzellen kegelförmig aufsitzen und etwa bis zur halben Höhe der Glaskörperschicht reichen.

Der beschriebene Bau des Glaskörpers lässt sich ganz gut an medianen Längsschnitten erkennen; jedoch fällt es ziemlich schwer, das Verhältniss der fadenartigen Fortsätze zu den Pigmentkegeln festzustellen. Am geeignetsten erweist sich aber zu diesem Zwecke das Studium von Quer- oder vielmehr Flächenschnitten. Auf denselben (Fig. 18) erscheint der Glaskörper als eine homogene, anscheinend strukturlose Masse (*Gl*), die von rundlichen oder polygonalen Öffnungen gitterartig durchbrochen ist. Diese Öffnungen (Querschnitte der hohlen Röhren) sind von größeren oder kleineren Partien von Pigmentkörnchen (Querschnitte der Pigmentkegel *Pk*) umgeben und enthalten in ihrer Mitte ebenfalls rundliche oder polygonale Querschnitte (*St*) der fadenartigen Fortsätze. Letztere erscheinen bedeutend stärker lichtbrechend als die sie umgebende Glaskörpersubstanz und werden von Hämatoxylin schwach tingirt.

<sup>1</sup> l. c. pag. 94.

e. Proximales Linsenauge (Fig. 5, 6 *PO*, Fig. 7, 15, 16 *d—c* und 21).

Sein Bau ist im Allgemeinen der des distalen Linsenauges. Der hauptsächlichste Unterschied liegt darin, dass nicht die äußere, sondern die seitliche und zwar proximale Wand der vollkommen abgeschlossenen Augenblase (Fig. 7) sich zur Linse differenzierte. Dazu gesellt sich, dass die Augenblase nicht frei in der Nervenmasse eingebettet liegt, sondern von einem besonderen Stiele (Fig. 7 *G.St.*, welcher einen Fortsatz der Stützlamelle bildet, getragen wird.

Das unbedeutend konvex über die Randkörperfläche vorspringende Auge besitzt eine mehr oder weniger kugelige oder zuweilen etwas eckige Gestalt von 0,22 mm im Durchmesser. Es wird aus denselben Theilen wie das distale Auge zusammengesetzt, so dass ich die Beschreibung ziemlich kurz fassen kann und nur die Punkte erwähnen werde, in denen sein Bau von dem des erst beschriebenen differirt.

1) Cornea. Die äußere Begrenzung der abgeschlossenen Augenblase bildet ein durchsichtiges und niederes (0,001 mm) Plattenepithel (Fig. 7 *C*) — die Cornea, welche allmählich in das Körperepithel übergeht.

2) Linse. Die Linse besitzt die Gestalt eines gestreckten Rotationsellipsoids, dessen große Achse 0,19 mm, die beiden kleinen dagegen 0,13 mm betragen. Mit ihrer großen Achse steht sie senkrecht zur Medianebene des Randkörpers (Fig. 6 *P.O.*), so dass die eine der kleinen Achsen die Augenachse bildet. Ihrem Bau nach bildet die Linse die proximale Wand der Augenblase und besteht aus deutlichen, stark lichtbrechenden Zellen (Fig. 7 *L*), welche ebenfalls in zwei Schichten gesondert sind: in eine oberflächliche, die aus langen, spindelförmigen, meridional verlaufenden Zellen besteht und eine centrale Schicht, die von bedeutend dickeren bogenförmigen, ähnlich verlaufenden Zellen zusammengesetzt wird. In beiderlei Zellen werden Kerne mit Deutlichkeit wahrgenommen. Die Linse wird innen von einer knopfartig erweiterten, cylindrischen, 0,1 mm langen und 0,02 mm dicken Stütze (Fig. 7 *G.St.*) getragen. Dieselbe bildet die Fortsetzung der Stützlamelle und ist innerlich von langen Entodermzellen ausgefüllt. An der Peripherie der Linse angelangt, zerfasert sie sich in mehrere dünne, lamellenartige oder fadenförmige Fortsätze (Fig. 7 *G*). Letztere schieben sich zwischen die spindelförmigen Zellen der peripheren

Linsenschicht ein und verleihen der Linse wahrscheinlich eine größere Festigkeit.

3) Retina. Die distale Wand der Augenblase wird von einer einschichtigen Retina (Fig. 7 *R*) ausgekleidet, so dass dieselbe auf medianen Längsschnitten etwa halbmondförmig erscheint. Sie wird wiederum aus zweierlei Zellen zusammengesetzt: Pigmentzellen (Fig. 15 *a—e*) und Sehzellen (Fig. 16 *d—e*). Ihre Gestalt und gegenseitige Anordnung sind im Allgemeinen so, wie sie beim distalen Linsenauge beschrieben wurden. Da wo die Retina an die Linse tritt, d. h. wo die Retinazellen in Linsenzellen allmählich übergehen, findet eine gewisse Abweichung in der Anordnung ihrer Zellen statt, in so fern hier nur eine Zellenart vorkommt.

So besteht der äußere Abschnitt der Augenblase nur aus Pigmentzellen (Fig. 15 *a—b*), die an ihrem centralen (*c*) Ende (in Bezug auf den Augenmittelpunkt) birnförmig angeschwollen und sehr stark pigmentirt sind und die demnach den sogenannten Iriszellen entsprechen.

Der innerste Abschnitt der Augenblase (Fig. 7) wird dagegen nur von Sehzellen gebildet, welche in der Nähe der Stelle, wo sie in Linsenzellen übergehen, vollkommen pigmentlos (Fig. 16 *e*) erscheinen. An dieser Stelle wird die Retina von dem gallertigen Stiele (Fig. 7 *G.St*) durchbrochen, welcher in der beschriebenen Weise an die Linse tritt.

4) Glaskörper. Zwischen der distalen Partie der Retina und der Linse befindet sich der sogenannte Glaskörper (Fig. 7 *Gl*), welcher jedoch nicht den ganzen inneren Hohlraum der Augenblase ausfüllt. Er findet sich nur in der Strecke, wo die beiderlei Zellen vorhanden sind, so dass die äußerste und innerste Wand der Augenblase keinen Glaskörper tragen. Er bildet eine glashelle, stark lichtbrechende homogene Masse und wird von feinen Röhren durchzogen (Fig. 21), welche bogenförmig nach dem äußeren Ende der Augenblase konvergiren. An dieser Stelle treten auch die in den Röhren verlaufenden fadenartigen Fortsätze der Sehzellen an die Linse heran. Die cilienartigen kurzen Fortsätze der Sehzellen, welche den innersten Abschnitt der Retina bilden (Fig. 7), werden nicht vom Glaskörper umgeben, sondern endigen frei im Innenraum der Augenblase.

Die Pigmentirung des Glaskörpers ist ebenfalls eine etwas andere als beim distalen Auge. So erscheint die centrale, der Retinaschicht anliegende Wand des Glaskörpers vollkommen pigmentlos;



daß für findet sich aber eine Pigmentansammlung in seiner peripheren Wand, die in Gestalt von kleinen gelbbraunen Körnchen (Fig. 7 *P*) in der ganzen Masse ziemlich gleichmäßig vertheilt sind.

Eine besondere, die Peripherie der Linse unmittelbar umgebende, hyaline Schicht scheint zu fehlen. Ich vermüthe, daß ihre Funktion durch die gallertigen mesodermalen Fortsätze, die zwischen den peripheren Linsenzellen verlaufen, ersetzt wird.

### 3. Nervengewebe.

Entsprechend den complicirten Verhältnissen, welche der Bau der Augen, namentlich der Linsenangen, zeigt, besitzt auch das Nervensystem der Charybdea einen hohen Grad der Entwicklung. Das Nervengewebe bildet eigentlich die Grundsubstanz des Randkörpers und erfüllt seine innere Partie, welche durch die Stützlamele und die ektodermale Epithelschicht begrenzt wird (Fig. 7, 10 und 11 *Nf*). In Folge seines histologischen Baues und der damit zusammenhängenden Funktion wäre man berechtigt, an ihm sogar zwei Abschnitte zu unterscheiden, die als peripheres und centrales Nervensystem zu bezeichnen wären.

Der periphere Abschnitt erstreckt sich auf den ganzen Randkörper mit Ausnahme seines distalen und proximalen Endes, von welchen ersteres vom Otolithensacke und letzteres von dem sogenannten centralen Nervensysteme eingenommen werden.

Das Nervengewebe des ersteren Abschnittes umfasst allseitig die sämtlichen 6—7 Augen, so daß letztere in dasselbe wie in ein Polster eingesenkt erscheinen. Der Hauptmasse nach wird es von äußerst feinen, sich verästelnden und unter einander anastomosirenden Fibrillen gebildet (Fig. 11 *Nfb*), in welche zahlreiche Ganglienzellen (*Gz*) eingelagert sind. Diese Nervenschicht wird von dünnen Fädchen durchzogen, welche transversal zwischen dem Körperepithel und der Stützlamele verlaufen (Fig. 7, 10 und 11 *Sf*). Diese Fädchen sind lediglich Fortsätze der Stützzellen des Sinnesepithels, welche bis zur Stützlamele reichen und mit derselben in Verbindung treten. Besonders deutlich ist dieses Verhältnis am proximalen Ende des Randkörpers, unweit der Insertionsstelle des Stieles (Fig. 7) zu sehen, wo die Fädchen bedeutend dicker sind. Auch glaube ich gesehen zu haben, daß die peripheren Fortsätze der Pigmentzellen der Retina gleichfalls in solche Fädchen auslaufen. Diese Fädchen, welche mit den Ausläufern der Sehzellen oder Ganglienzellen nicht

zu verwechseln sind, wären als Stützfasern zu bezeichnen. Sie unterscheiden sich von den nervösen Fädchen erstens durch ihr optisches Verhalten, welches an das der Stützlamelle erinnert und zweitens dadurch, dass sie von Gold nicht, dagegen von den gewöhnlichen Färbungsmitteln, wie Hämatoxylin, Boraxkarmin, stärker als die nervösen Elemente tingirt werden.

Die in der Nervenschicht eingelagerten Ganglienzellen sind sehr zahlreich an der Stelle, wo die Nervenmasse an die Retina herantritt (Fig. 7, 10 und 11 *Gz*) und stehen radiär zur Oberfläche der eingestülpten Augenblase. Sie sind spindelförmig, an jedem Ende in einen feinen Ausläufer ausgezogen (Fig. 17 *a*). Der centrale Fortsatz der Ganglienzellen verbindet sich direkt mit dem peripheren Ende der Sehzellen, wogegen ihr peripherer Fortsatz in die Nervenschicht ausläuft. Zuerst als ein ziemlich stark lichtbrechender Faden sichtbar, ~~nennt~~ er sich im Verlauf den Nervenfasrillen bei und kann dann nicht weiter verfolgt werden. Diese Ganglienzellen wären nach Bau und Lage als bipolare Retinaganglienzellen zu bezeichnen, zum Unterschied von den tiefer in der peripheren Nervenschicht gelegenen — multipolaren Retinaganglienzellen (Fig. 17 *b*). Letztere verlaufen stets etwa senkrecht zur Richtung der ersteren (Fig. 7, 10 und 11) und sind am schönsten im Umkreise des distalen Linsen Auges ausgebildet. Sie sind in bedeutend geringerer Zahl vorhanden und liegen meist unweit der Stützlamelle in der äußeren Nervenfaserschicht eingebettet, in welche sie zahlreiche feine Fortsätze entsenden. Eine direkte Verbindung dieser mit den peripheren Fortsätzen der bipolaren Ganglienzellen konnte jedoch wegen ihrer Feinheit nicht nachgewiesen werden. Außer den Ganglienzellen finden sich in der Nervenfaserschicht noch äußerst kleine gelbe Pigmentkörnchen (Fig. 7 *P*) eingelagert, die stets in der Nähe der Retina anzutreffen sind.

Das sogenannte centrale Nervensystem beschränkt sich auf das proximale Randkörperende (Fig. 7), welches gegen die untere Randkörperfläche bauchartig aufgetrieben ist. Es wird aus verschiedenen großen (circa 0,008 mm bis 0,01 mm im Durchmesser) nackten Ganglienzellen gebildet (Fig. 7, 11 und 22 *Gz.m*), die in den Maschen des oben beschriebenen, aus Stützlamellensubstanz bestehenden Wabengerüstes (Fig. 7, 11 und 22 *G*) liegen. Diese Ganglienzellen besitzen zahlreiche Fortsätze, welche sich theils an die Wände des Wabengerüstes anlegen, theils in Verbindung mit den Fortsätzen benachbarter Ganglienzellen treten.

Außerdem bemerkt man an einigen von ihnen 1—2 stärkere Fortsätze, welche in die Nervenfaserschicht sich begeben und sich zwischen den zarten Fibrillen verlieren oder in deutliche Verbindungen mit den Ganglienzellen der peripheren Schicht treten. Das Protoplasma dieser multipolaren Ganglienzellen ist feinkörnig granuliert (Fig. 22 *Gz.m*) und enthält in der Mitte einen großen, rundlichen (0,004—0,07 mm langen), scharf kontourirten Kern (*n*) mit 1—2 stark glänzenden Kernkörperchen (*ncl*).

Somit bekommen wir im Wesentlichen dasselbe Verhältnis, welches wir bei dem Sinnesepithel und der Retina angetroffen haben, d. h. ein aus Stützlamellensubstanz bestehendes, zur Stütze dienendes Wabengerüst, in dessen Knotenpunkten noch einzelne Kerne (*n*) anzutreffen sind, in dessen Maschen aber die Ganglienzellen liegen.

Der Größe nach sind die Ganglienzellen des centralen Nervensystems ziemlich verschieden: man unterscheidet größere, mehr gegen die Seitenflächen des Randkörpers, also in der Nähe und zwar proximalwärts von den proximalen Becheraugen gelegene (Fig. 11 und 22 *Gz.m*) und kleinere, welche auf der unteren Randkörperfläche direkt hinter dem proximalen Linsenauge liegen (Fig. 7 *Gz.m*). Diese letzteren hielt CLAUS<sup>1</sup> nicht für Ganglienzellen und sprach die Vermuthung aus, dass sie als Stützzellen für die zarten Ganglienzellen dienten. Nach meinen Beobachtungen glaube ich aber gerade das Gegentheil behaupten zu können und zwar aus folgenden Gründen: 1) besteht ein allmählicher Übergang zwischen den beiderlei Zellen (Fig. 11 und 22), welche auch durch ihre Fortsätze mit einander in Verbindung stehen; 2) zeigen sie dasselbe Verhalten zu den Goldfärbungen, indem sie violett tingirt werden und 3) kann eine direkte Verbindung derselben mit Ganglienzellen der peripheren Schicht, ja sogar mit den Sehzellen des proximalen Becherauges wahrgenommen werden. Alle diese Umstände sprechen sehr für ihre nervöse Natur, so dass ich keinen Grund sehe, ihnen dieselbe abzusprechen. Der ganze Unterschied, abgesehen von der geringeren Größe, besteht darin, dass sie die Maschen des gallertigen Wabengerüstes enger ausfüllen, d. h. näher an einander liegen und nicht durch lange und spitze, sondern durch kleine und kurze Fortsätze mit einander verbunden sind. An einigen Stellen legen sich diese Ganglienzellen so nah und fest an einander, dass sie eine

---

<sup>1</sup> l. c. pag. 35.

kontinuierliche Protoplasmamasse bilden, welche vom dünnfädigen Stützgerüst durchsetzt wird.

Außer den Ganglienzellen bemerkt man im proximalen Endabschnitte des Randkörpers noch eine dichte, fein fibrilläre Nervennasse (Fig. 7), welche von der peripheren Nervenfaserschicht sich unterscheidet und deren Bedeutung mir unerklärlich blieb.

Eine besonders mächtige Lage bildet das Nervengewebe an der oberen Randkörperfläche (Fig. 7), welche hügelartig angeschwollen ist und vom dicken Sinnesepithel (*Se*) überzogen wird. Diese Nervenschicht (*Nf*) besteht aus dünnen, feinen Fibrillen, in welche zahlreiche Ganglienzellen eingebettet sind. Sie wird in ihrer ganzen Dicke von dünnen lamellenartigen Fortsätzen (*G*) der Stützlamele (*St.L*) durchzogen, die sich in dünne Fäden zerfasern, welche in die Fortsätze der Stützzellen des Sinnesepithels übergehen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diesem Abschnitte des Randkörpers eine Sinnesfunktion zukommt.

## II. *Aurelia aurita* Lamarck sp.

### 1. Allgemeine Gestalt und Bau des Randkörpers.

Die in der Achtzahl vorhandenen Randkörper liegen bekanntlich zwischen je zwei Randlappen (*RL*) in den seichten Einkerbungen des Schirmrandes. An diesen Stellen (Fig. 23 und 24) erhebt sich über die Schirmoberfläche ein polsterartiges Gebilde — Trichterplatte (*TP*) nach CLAUS<sup>1</sup> (Deckplatte der Autoren), welche eine etwa kolben- oder herzförmige Gestalt besitzt. Ihr Rand ist am Schirmrande stark aufgewulstet und geht weiter centralwärts allmählich in die Schirmoberfläche über. Die umbrellare Fläche der Trichterplatte besitzt nach dem Schirmrande zu eine grubenartige Vertiefung, die sogenannte Riechgrube (*RG*) oder Sinnesgrube nach LENDENFELD<sup>2</sup>, welche von radiär verlaufenden Furchen durchzogen wird. Die Trichterplatte setzt sich in zwei Sinnesläppchen (*SL*) fort, welche den Ephyralappen entsprechen und zwischen den zwei Randlappen (*RL*) herunterhängen. Sie sind an ihrer Ursprungsstelle verwachsen und grubenartig ausgehöhlt. Diese Aushöhlung wird von einer nach außen stark

<sup>1</sup> C. CLAUS, Polypen und Quallen etc. I. c. pag. 23—24.

<sup>2</sup> R. LENDENFELD, Über die Cölenteraten der Südsee. VII. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XLVII. pag. 263.

vorgewölbten, an der Subumbrellarfläche tief ausgehöhlten Deckplatte (*DP*) überdacht, welche gleichfalls eine Fortsetzung der Trichterplatte bildet und die Riechgrube nach dem Schirmrande begrenzt. Somit entsteht eine kleine Höhle — Sinnesnische (*SN*), in deren Tiefe von der subumbrellaren Fläche der Deckplatte der Randkörper (*RK*) entspringt. Derselbe steht in radialer Richtung und wird fast vollkommen von der Sinnesnische umschlossen, so dass nur sein äußerstes Ende unterhalb der Deckplatte hervorschaut.

Die Gestalt des Randkörpers (Fig. 25 und 26) ist mehr oder weniger länglich cylinderförmig mit einem kegelartig verjüngten Ende, welches nach der subumbrellaren Fläche hakenförmig umgebogen ist. Demnach lassen sich am Randkörper zwei Abschnitte unterscheiden, welche mit einander einen Winkel von etwa  $140^{\circ}$  bilden: ein 0,6 mm langer und 0,3 mm breiter proximaler oder basaler und ein 0,28 mm langer und 0,23 mm breiter distaler oder apicaler Abschnitt.

Letzterer bildet den Gehörapparat (Fig. 25 und 26 *Ot*), ist solid und im Inneren von kleinen Krystallen dicht erfüllt, welche in Entodermzellen liegen. Der erstere dagegen umschließt die Fortsetzung des Gastralkanals des Randkörpers (Fig. 27 *Gc*), welcher vor seinem Eintritt noch zwei Kanäle für die beiden Sinneslappchen aussendet.

Die Sehorgane liegen genau auf der Grenze beider Abschnitte, d. h. an der Stelle, wo der Randkörper winklig umknickt. Das eine liegt auf der umbrellaren Fläche des Randkörpers (Fig. 26—27 *Oc*) und ist auf die hügelartig vorspringende Umbiegungsstelle beschränkt. Seinem Baue nach wäre es als Pigmentauge oder Ocellus zu bezeichnen und wurde bereits von EHRENBURG entdeckt und von O. und R. HERTWIG und EIMER<sup>1</sup> genauer beschrieben.

Diesem Pigmentfleck direkt entgegengesetzt, also auf der unteren oder subumbrellaren Fläche des Randkörpers, und zwar in der durch die Knickung verursachten Einbuchtung, liegt das andere Sehorgan (Fig. 25—27 *O*). Dasselbe wurde von EIMER<sup>2</sup> entdeckt und als innerer Pigmentfleck beschrieben, jedoch sein Bau nicht näher berücksichtigt. Dieses Auge hat eine becherförmige Gestalt und einen eigenthümlichen, von anderen Becheraugen ziemlich abweichenden Bau, auf den ich später eingehen werde. Zum Unterschied vom ersteren wäre es als Becherauge zu bezeichnen.

<sup>1</sup> TH. EIMER, Die Medusen etc. I. c. pag. 162—164.

<sup>2</sup> I. c. pag. 163—164.

Außer diesen beiden Sehorganen fand ich an einem der zehn untersuchten Randkörper noch ein kleines Becherauge (Fig. 29). Es lag gleichfalls in der Medianebene der subumbrellaren Randkörperfläche, unmittelbar distalwärts von dem großen Becherauge. Sein Bau ist im großen Ganzen derselbe, wie der des großen Becherauges und in so fern interessant, da er die Entstehungsweise desselben gewissermaßen erläutert.

Der gesammte Randkörper wird nach außen von einem einschichtigen Ektoderm (Fig. 27 *Ec*) bekleidet. Dasselbe ist am distalen Abschnitte, d. h. im Bereiche des Gehörapparates, ziemlich platt (0,004 mm dick) und zwar auf seiner subumbrellaren Fläche unbedeutend höher, als auf der umbrellaren. Es besteht aus gleichartigen, etwa quadratischen Zellen, die in ihrer Mitte einen mehr oder weniger kugeligen Kern enthalten. Das Epithel geht auf dem proximalen Abschnitt des Randkörpers allmählich in ein cylindrisches über und erreicht die größte Dicke (0,024 mm) an der subumbrellaren Randkörperfläche. Dabei wird es eben so wie bei *Charybdea* aus zweierlei Zellen zusammengesetzt, die eine gleiche Anordnung zeigen: aus cylindrischen Stützzellen (Fig. 27, 29 und 30 *Stz*) und spindelförmigen Sinneszellen (*Snz*), welche sehr dicht an einander liegen und den Anschein einer Mehrschichtigkeit des Epithels verursachen. Dieses Sinnesepithel bekleidet den ganzen proximalen Abschnitt des Randkörpers und geht an seiner Befestigungsstelle wieder in ein 0,004 mm dickes Plattenepithel über.

Das Sinnesepithel ist jedoch nicht ausschließlich auf den Randkörper beschränkt, sondern findet sich auch in der sogenannten Riechgrube (Fig. 27 *RG*). In ihrer Tiefe erreicht es eine bedeutende Dicke (0,03 mm) und geht allseitig in ein einfaches Cylinderepithel über, welches die ganze Trichterplatte überzieht. Zwischen diesen Cylinderzellen des Ektoderms erblickt man noch bedeutend größere Drüsenzellen, welche in radiären Furchen angeordnet sind und in ihrer Gesammtheit die auf der Fig. 23 und 24 wiedergegebene Zeichnung der Trichterplatte verursachen.

Das gesammte Cylinder- und Sinnesepithel ist nach O. und R. HERTWIG<sup>1</sup> und EIMER<sup>2</sup> mit langen Geißelhaaren bedeckt. An meinem konservirten Material waren dieselben nicht direkt wahrzunehmen, jedoch konnte ich an vielen Stellen ziemlich deutliche Cilienreste bemerken.

<sup>1</sup> l. c. pag. 110.    <sup>2</sup> l. c. pag. 156.

Unterhalb des Ektoderms, und zwar nur im Bereiche des daraus differenzierten Sinnesepithels, erstreckt sich eine deutliche Nervenfaserschicht (Fig. 27, 29—30 *Nf*). Dieselbe ist ziemlich dick (0,02 mm) und umzieht den ganzen proximalen Abschnitt des Randkörpers, wogegen sie im distalen, vom Plattenepithel überkleideten Abschnitt (d. h. am Otolithensacke) vollkommen fehlt. Auch an der Riechgrube (Fig. 27 *RG*) bemerkt man eine Nervenfaserschicht (*Nf*), welche eine mächtige Dicke (bis 0,05 mm) besitzt und gleichfalls nur unterhalb des Sinnesepithels sich erstreckt. Dieselbe steht mit der Nervenfaserschicht des Randkörpers in direkter Verbindung, wie man sich an höher geführten Schnitten leicht überzeugen kann. Der histologische Bau der gesamten Nervenschicht wird bei der speciellen Beschreibung der Sehorgane geschildert werden.

Nach innen von der Nervenschicht befindet sich eine dünne (0,008 mm dicke), scharf begrenzte Stützlamelle (Fig. 27, 29 und 30 *Stl*), welche die Fortsetzung der Schirmgallerte bildet. An den Stellen, wo die Nervenschicht fehlt, verläuft sie unmittelbar unter dem Ektoderm, wie z. B. im Otolithensacke, wo sie sehr dünn (0,002 mm) wird. In dieser homogenen, zuweilen von faserartigen Fibrillen durchzogenen Schicht bemerkt man einzelne sternförmige, stark verästelte Zellen (Fig. 27, 29 und 30 *Sfz*).

Der Gastralkanal des Randkörpers wird von einem einschichtigen Entoderm (Fig. 27 *En*) ausgekleidet. Die Entodermzellen sind schmal und lang (0,014 mm), cylinderförmig, mit einem mehr oder weniger central gelegenen rundlichen Kern (Fig. 29 *En*) und sollen nach O. und R. HERTWIG<sup>1</sup> von Flimmerhaaren bedeckt sein, von welchen ich ebenfalls nur einige Reste sehen konnte.

An der Grenze des distalen Abschnittes angelangt (Fig. 27 und 29), geben die hohen Cylinderzellen ihre Gestalt auf und erfüllen den ganzen Innenraum. Dabei verschwinden ihre Zellwände, so dass sie eine einheitliche Protoplasamasse bilden, in welcher die Kerne eingebettet liegen. Weiter distalwärts treten in derselben kleine Vakuolen oder Hohlräume auf, die gegen das Distale an Größe zunehmen und die Kalkkonkremente oder Otolithen (Fig. 27, 29 und 30 *Otl*) enthalten. Auf diese Weise erscheint der ganze distale Abschnitt des Randkörpers von Otolithen erfüllt, welche in einem dünnen plasmatischen, mit Kernen (*n*) versehenen Maschenwerke (*En*) liegen.

<sup>1</sup> l. c. pag. 111.

## 2. Bau der Augen.

### a. Pigmentauge oder Ocellus (Fig. 25—27 *Oc* und Fig. 28).

Der rundliche, etwa 0,21 mm im Durchmesser betragende Pigmentfleck zeigt einen sehr primitiven Bau. Er liegt, wie bereits gesagt wurde, auf der umbrellaren Fläche des Randkörpers und erstreckt sich auf seine hügelartig vorspringende Knickungsstelle (Fig. 25—27 *Oc*).

Dieses Pigmentauge wird aus zweierlei Art Zellen, den Pigment- und Sehzellen (Fig. 28 und 31 *Pz* und *Sz*) aufgebaut, welche wiederum dieselbe Anordnung zeigen, die von der Retina- und Sinnesepithelschicht der *Charybdea* beschrieben wurde. Die Pigmentzellen (Fig. 31 *Pz*) stehen durch ein protoplasmatisches pigmentirtes Netz- oder Maschenwerk mit einander in Verbindung und umschließen auf diese Weise allseitig die Sehzellen (Fig. 31 *Sz*), welche in den Maschen liegen.

Die Gestalt der Pigmentzellen (Fig. 28 *Pz*) ist länglich, cylinderförmig (bis 0,012 mm lang), nach außen gerade abgestutzt, nach innen unbedeutend verjüngt und abgerundet. Ihr kugelig bis ellipsoidaler Kern (Fig. 28 *n*) liegt mehr in der inneren Hälfte der Zelle, wogegen die äußere von gelblich braunen Pigmentkörnchen erfüllt wird. Distalwärts platten sich die Pigmentzellen allmählich ab und gehen somit in das Plattenepithel über (Fig. 27), welches den Otolithensack bekleidet. Proximalwärts dagegen gehen sie in die sogenannten Stützzellen des Sinnesepithels über, von welchen sie sich nur durch das Vorhandensein der Pigmentkörnchen unterscheiden.

Die Sehzellen (Fig. 28 *Sz*) sind schmal, spindelförmig und laufen nach beiden Enden in sehr dünne und verschieden lange Fortsätze aus. Mit ihren längeren, peripheren Fortsätzen schieben sie sich zwischen den Pigmentzellen hindurch und endigen auf gleicher Höhe mit ihnen. Die kürzeren centralen Fortsätze begeben sich in die darunter liegende Nervenschicht und lassen sich daselbst an einigen Stellen (Fig. 27) als sehr dünne, senkrecht zur Randkörperfläche stehende Fädchen verfolgen. Der ovale oder ellipsoide Kern (Fig. 28 *n*) liegt in der spindelförmigen Anschwellung der Zelle, welche sich gewöhnlich hinter der Einlagerungsstelle des Kerns der Pigmentzellen findet. Diese Sehzellen unterscheiden sich durch nichts von den Sinneszellen des Sinnesepithels, nur dass sie im Bereiche des Pigmentanges anscheinend in etwas geringerer Zahl vorkommen.



b. Großes Becherauge (Fig. 25—27 *O*, Fig. 29—30).

Das nach einem eigenthümlichen Typus gebaute Becherauge liegt in der Medianlinie der subumbrellaren Randkörperfläche und steht dem hügelartig hervorragenden Pigmentauge direkt gegenüber (Fig. 25—27 *O*). Es erscheint aber nicht, wie die Becheraugen der *Charybdea*, als eine direkte Einstülpung des Körper- bzw. Sinnesepithels, sondern ist tiefer in den Randkörper eingesenkt und wird durch die darüber gelegene Nervenschicht und das Sinnesepithel (Fig. 27 und 29) nach außen vollkommen abgeschlossen.

Es besitzt die Gestalt eines länglich ovalen, nach außen etwas verengten und nach innen erweiterten (0,07 mm langen, 0,045 mm breiten und 0,07 mm tiefen) Bechers, welcher in der zur Längsachse des Randkörpers senkrecht stehenden Ebene komprimirt ist, so dass sein Querschnitt (Fig. 30) elliptisch erscheint. Die Wand dieses nach außen offenen Bechers wird aus länglichen, mehr oder weniger in der Längsachse des Auges verlaufenden Zellen gebildet (Fig. 29 und 30 *Pz*), die in ihrer ganzen Länge von goldgelben bis gelblich-braunen Pigmentkörnchen erfüllt sind. Diese an ihrem inneren Abschnitt mit Kernen versehenen Pigmentzellen sind aber nicht umgewandelte Ektoderm- bzw. Stützzellen, sondern zweifellos entodermalen Ursprungs, was bereits EIMER<sup>1</sup> erkannte. Die hohen cylinderförmigen Entodermzellen (Fig. 27 *En*), welche den inneren Hohlraum des proximalen Randkörperabschnittes (*Gv*) auskleiden, nehmen, wie bereits gesagt wurde, an der Umbiegungsstelle des Randkörpers eine andere Gestalt an und erfüllen den ganzen Innenraum des distalen Abschnittes. Dabei differenziren sich einige von ihnen in otolithentragende (*Otl*) Zellen (*En.*) wogegen die anderen durch Auftreten des Pigments zu Pigmentzellen werden, welche den Augenbecher umgeben.

Die zwischen dem Entoderm- und Ektodermgewebe gelegene Stützlamelle (Fig. 27 und 29 *St.l.*), an dem äußeren Rand des Augenbechers angelangt, verdünnt sich beträchtlich und senkt sich in denselben herein, so dass die peripher gelegenen Pigmentzellen deutlich unterhalb der Stützlamelle liegen. Dieses Verhältniß bestätigt noch mehr den entodermalen Ursprung der Pigmentzellen. Ob die Stützlamelle sich noch tiefer in den Augenbecher einsenkt und seine gesamte Wandung auskleidet, vermag ich nicht mit Sicherheit zu

<sup>1</sup> l. c. pag. 163—164.

behaupten; jedoch glaube ich an einem Präparate gesehen zu haben, dass dies der Fall ist.

Der ganze Innenraum des Augenbeckers wird von eigenartigen, zweifellos aus Ektodermzellen hervorgegangenen Sehzellen (Fig. 29 und 30 Sz) erfüllt. Dieselben sind fein fadenförmig und besitzen an einer Stelle eine spindelförmige Anschwellung, in welcher der Kern eingebettet liegt. Diese Anschwellungen treten in verschiedener Höhe der Zellen auf und bedingen somit die Ungleichheit der Länge ihrer beiden Ausläufer. Bei einigen Zellen sind sie tief in das innere Ende hinuntergerückt und liegen daher fast im Grunde des Augenbeckers; bei anderen dagegen liegen sie in der Mitte oder sogar im äußeren Ende, so dass die stark tingirbaren Kerne in allen Regionen des Augenbeckers anzutreffen sind. Die äußeren Enden dieser Zellen treten aus der Öffnung des Augenbeckers heraus und vertheilen sich in der darüber gelegenen Nervenfaserschicht (Fig. 27 und 29 Nf).

### c. Kleines Becherauge (Fig. 29).

Dieses, vollkommen nach demselben Typus wie das große gebaute, kleine (0,04 mm tiefe und 0,015 mm breite) Becherauge fand ich nur an einem der zehn untersuchten Randkörper. Es liegt gleichfalls in der Medianlinie der subumbrellaren Randkörperfläche unmittelbar distal von dem großen Becherauge (Fig. 29).

Der ganze Unterschied in seinem Baue besteht darin, dass die Kerne bzw. die spindelförmigen Anschwellungen der Sehzellen (Sz) nicht im Augenbecher, sondern außerhalb desselben in der Nervenfaserschicht liegen, so dass der Augenbecher nur von fadenförmigen Ausläufern der Sehzellen, welche bis an den Grund desselben reichen, erfüllt wird. Dieses Verhältnis erklärt aber gewissermaßen die Entstehungsweise des großen Becherauges, indem bei der weiter fortschreitenden Einstülpung die Kerne tiefer hinunterreichen und in den Augenbecher zu liegen kommen. Gleichfalls beweist es die sekundäre Einwanderung der Sehzellen (welche ektodermalen Ursprungs sind) in den bereits angelegten Augenbecher, dessen Wand zweifellos aus umgewandelten, mit Pigment erfüllten Entodermzellen (Pz) hervorgegangen ist.

### 3. Nervengewebe.

Das unterhalb des Sinnesepithels gelegene Nervengewebe (Fig. 27, 29 und 30 Nf) umzieht als eine kontinuierliche Schicht den ganzen

proximalen Abschnitt des Randkörpers und setzt sich in die unterhalb der Riechgrube (Fig. 27 *RG*) gelegene Nervenfaserschicht (*Nf*) fort.

Der histologische Bau des Nervengewebes ist im großen Ganzen ähnlich dem des sogenannten peripheren Nervensystems der *Charybdea*. Die ganze Nervenfaserschicht wird von transversal verlaufenden, dünnen, ziemlich stark lichtbrechenden Fädchen, den sogenannten Stützfäsern (Fig. 29 und 30 *Sf*) durchzogen. Dieselben sind weiter nichts als Fortsätze der inneren Enden ektodermaler Stützzellen, welche bis zur Stützlamelle reichen und mit ihr in innige Verbindung treten; wenigstens bemerkt man an den Befestigungsstellen der Stützfäsern äußerst kleine hügelartige Erhebungen der Stützlamelle, so dass ihr Rand gekerbt erscheint (Fig. 29).

Zwischen diesen Stützfäsern, welche nicht mit den zarten Ausläufern der Sinneszellen zu verwechseln sind, liegt das eigentliche Nervengewebe. Dasselbe besteht aus dünnen Fibrillen, welche, sich mehrfach theilend, mit einander anastomosiren und eine äußerst feinmaschige fibrilläre Nervenschicht zur Ausbildung bringen. In dieser Masse sind einzelne, obgleich in ziemlich spärlicher Zahl vorhandene, anscheinend multipolare Ganglienzellen (Fig. 27, 29 und 30 *Gz*) eingebettet. Letztere verlaufen senkrecht zu den transversal hinziehenden Stützfäsern und verlieren sich mit ihren Ausläufern in der fein fibrillären Nervenschicht.

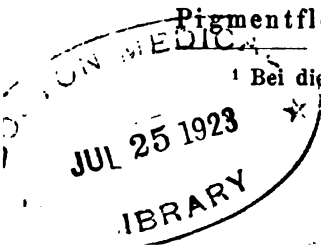
Unmittelbar über dem Becherauge besitzt die Nervenschicht einen etwas grobmaschigeren Bau (Fig. 29), wobei ihre Fibrillen deutliche Verbindungen mit den äußeren Enden der Sehzellen (*Sz*) zeigen. In der nächsten Nähe des Becherauges bemerkt man auch eine größere Anzahl von Ganglienzellen, die jedoch von den peripher gelegenen Sehzellen nicht zu unterscheiden sind.

### Zusammenfassung.

Fassen wir nun die Resultate, welche sich aus den angestellten Untersuchungen über den Bau des *Acalephenauges* ergaben, zusammen, so sehen wir, dass sehr mannigfaltig gebaute Augen vorkommen. Dieselben stehen in einem genetischen Zusammenhange, in so fern die einfacheren nur Entwicklungsstadien der höher organisirten darstellen.

Im einfachsten Falle erscheinen die Augen in der Gestalt eines Pigmentfleckes<sup>1</sup>. Ein Beispiel hierfür giebt das Pigmentauge

<sup>1</sup> Bei dieser Gelegenheit möchte ich einer in der jüngst erschienenen Ar-



der *Aurelia aurita*. Diese Pigmentflecke werden bekanntlich aus zweierlei funktionell verschiedenen Zellen — den Pigment- und Sehzellen aufgebaut, welche schon in bestimmten Bezirken des Ektoderms, dem sogenannten Sinnesepithel, in Gestalt von Stütz- und Sinneszellen präformiert sind. Solche Distrikte des Körperepithels bilden die Grundlage, aus der sich die lichtpercipirenden Stellen oder Organe hervorbilden. Die ganze Umwandlung, welche dabei von statten geht, besteht lediglich darin, dass in den Stützzellen Pigmentkörnchen auftreten, wodurch sie zu Pigmentzellen werden. Die Sinneszellen erleiden dabei eine kaum merkliche Veränderung: ihre Kerne treten etwas mehr nach innen, so dass dadurch ein längerer und dabei stärker lichtbrechender peripherer Fortsatz der Zelle zur Ausbildung gebracht wird. Einen Beweis für diese Entstehungsweise des Pigmentauges aus dem Sinnesepithel liefert der allmähliche Übergang der es zusammensetzenden Zellen in die Sinnesepithelzellen.

Der nächste Schritt zur weiteren Komplikation der Sehorgane besteht darin, dass das zur Lichtwahrnehmung differenzierte Sinnesepithel sich in den Körper einsenkt, wodurch die sogenannten Sehgruben gebildet werden. Solchen Organen begegnen wir bei *Charybdea marsupialis* in den grubenartigen Augen, die jedoch nicht bei allen Exemplaren anzutreffen sind. Ihrer Zusammensetzung nach unterscheiden sie sich durch nichts von den oberflächlichen Pigmentaugen. Die Bedeutung der Einstülpung erblicken wir aber

---

beit von LENDENFELD (l. c.) ausgesprochenen Behauptung entgegenzutreten. LENDENFELD (l. c. pag. 275) meint, dass es unrichtig sei, die Pigmentflecke der Acalephen als Augen zu bezeichnen, weil ihre dorsale Lage am Randkörper für Sehorgane nicht geeignet wäre. Abgesehen davon, dass dieser Grund ein unzureichender ist, ist die dorsale Lage der Pigmentflecke durchaus keine ungünstige, da *Charybdea* Augen besitzt, über deren Funktion kein Zweifel sein kann und welche eine dorsale Lage besitzen. Obgleich nicht geleugnet werden kann, dass die nicht von Pigmentzellen umgebenen Sinneszellen des Randkörpers lichtempfindlich sind, ja das Hervorgehen der Sehzellen der Augenflecke aus ihnen wohl für eine solche Funktion spricht, kann man doch nicht mit LENDENFELD die Funktion des Pigments der Augenflecke als eine »wenig wesentliche« oder »accessorische« bezeichnen. Im Gegentheil dürfte den Pigmentzellen eine recht wesentliche Bedeutung für die Vervollkommenung der lichtempfindlichen Organe (resp. Partien des Randkörperepithels) zukommen, indem sie bedingen, dass nur bestimmt gerichtetes Licht percipiert oder wahrgenommen wird, so dass durch das Zusammenwirken der radiär geordneten Randkörper die Meduse eine Orientierungsfähigkeit über die Stellung der Lichtquelle erlangt. Auf diesen Punkt machte mich Prof. BÜTSCHLI aufmerksam.

außer in der schärfer ausgesprochenen Lokalisation der lichtwahrnehmenden Stellen noch in einer gewissen Schutzvorrichtung. Letztere besteht darin, die zarten Endigungen (cilienartige Fortsätze) der Sehzellen von den schädlichen Einwirkungen des äußeren umgebenden Mediums, welchen sie bei ihrer oberflächlichen Lage sehr ausgesetzt sind, zu schützen.

Stärkere Einstülpung führt zu den sogenannten Becheraugen, welche uns zunächst in den proximalen Becheraugen der *Charybdea* entgegentreten. Dieselben erscheinen in der Gestalt ziemlich tiefer nach außen verengter Einstülpungen des Sinnesepithels, deren Wandung wiederum aus den beiderlei Zellen zusammengesetzt wird. Hand in Hand mit dieser Einstülpung wird noch ein neuer Bestandtheil des Auges ausgebildet, welcher die Endigungen der Sehzellen gegen sämtliche schädliche Einflüsse, wie Druck, mechanischen Reiz, Eindringen von Fremdkörpern etc. vollkommen schützt. Dies ist nämlich der sogenannte Glaskörper, welcher von den Pigmentzellen abgesondert wird und den Augenbecher nach außen abschließt, indem er seinen Innenraum erfüllt.

Eine weitere, obgleich ziemlich unbedeutende Komplikation im Bau der Sehorgane finden wir in den distalen Becheraugen der *Charybdea*. Dieselben sind im Wesentlichen genau nach demselben Typus wie die proximalen gebaut, nur dass bei ihnen die becherförmige oder vielmehr taschenförmige Einstülpung des Sinnesepithels noch eine sekundäre Ausbuchtung bildet. Letztere entsteht in der Tiefe der Augengrube und zwar an ihrem der oberen Randkörperfläche näher gelegenen Ende, wodurch die bereits oben beschriebene, proximalwärts buchtartig in den Körper einspringende Höhle zur Ausbildung kommt.

Im Zusammenhang damit begegnet man einer Sonderung der die Augenwand zusammensetzenden Zellenelemente und zwar an der Stelle, wo die sekundäre Ausbuchtung stattgefunden hat. So besteht die Wand der Höhle nur aus Sehzellen, wogegen die daran angrenzende proximale Wand des Augenbeckers von Pigmentzellen aufgebaut wird, welche von ihrer gewöhnlichen Gestalt etwas abweichen. Durch diese Vorrichtung wird eine Stelle ausgebildet, welche zur Lichtempfindung dient, wobei die stark pigmentirte proximale Wand des Beckers zweifellos den Zweck hat, seitliche Lichtstrahlen abzuhalten. Diese Wand wäre demnach mit der Iris zu vergleichen, welche noch besser bei den Linsenaugen ausgebildet ist.

Was die Becheraugen der *Aurelia* anbetrifft, so sind sie

nach einem vollkommen anderen Typus als die eben besprochenen gebaut. Sie entstehen nicht gleich den übrigen Augen der Acalephen durch Einstülpung des Sinnesepithels, sondern des Entoderms und möglicherweise der Stützlamele, wobei die Becherwand von umgewandelten, mit Pigment erfüllten Entodermzellen aufgebaut wird. Dieser Einstülpung des Entoderms folgen die darüber gelegenen, aus dem Ectoderm hervorgegangenen Sehzellen, welche in den auf die beschriebene Weise entstandenen Augenbecher zuerst mit ihren peripheren Fortsätzen hineinragen, später dagegen denselben vollkommen ausfüllen. Als Folge dieser interessanten Entstehungsweise des Augenbechers ergibt sich, dass die Nervenfasern nicht von innen, sondern von außen zu den Sehzellen herantreten und sich mit ihren äußeren Enden verbinden. Dadurch erscheinen aber ihre freien Enden vom eintretenden Lichte abgewendet, so dass dasselbe, bevor es die Enden der Sehzellen erreicht, die ganze darüber gelegene Nervenschicht passieren muss.

Dieses Verhältnis erinnert gewissermaßen an den Bau der Augen der Onchidien, Lamellibranchiaten, Arachnoideen und Vertebraten, bei welchen die das Licht percipirenden Endigungen der Zellen gleichfalls von demselben abgewendet sind. Jedoch sind es hier ganz andere Umstände, welche diese Lage der Sehzellen bedingen. Somit wären die Becheraugen der *Aurelia* als eigenartige Bildungen aufzufassen, die mit keinen bis jetzt bekannten Augentypen direkt vergleichbar erscheinen, obgleich eine gewisse Ähnlichkeit mit den Turbellarienaugen<sup>1</sup> nicht zu verkennen ist.

Nicht minder interessant erscheint der Bau der Linsenaugen von *Charybdea*, welche einen sehr hohen Entwicklungsgrad zeigen. Was ihre Entstehungsweise anbetrifft, so sind sie von den Becheraugen abzuleiten, wobei der stattfindende Vorgang (beim distalen Linsenauge) etwa folgendermaßen zu denken wäre. Der durch Differenzierung des Sinnesepithels und nachherige Einstülpung entstandene Augenbecher verengt sich an seinem äußeren Ende und schnürt sich schließlich vom Körperepithel ab. Bei dieser Abschnürung schließt sich die Öffnung und es entsteht eine nach außen vollkommen abgeschlossene Augenblase, welche von der zutretenden Nervenschicht bis auf ihre oberflächliche Partie umgeben wird.

<sup>1</sup> J. CARRIÈRE, Die Augen von *Planaria polychroa* und *Popycelis nigra*. Arch. für mikr. Anat. Bd. XX. 1902. pag. 160–174, auch die Sehorgane der Thiere. I. c. pag. 22–24.

Außerdem wächst an der Stelle, wo die Einstülpung stattgefunden hat, das Körperepithel zusammen und bildet eine dünne durchsichtige Schicht — die sogenannte Cornea.

Hand in Hand mit dem geschilderten Prozesse tritt eine Differenzirung der Zellen ein, welche die nach außen gerichtete Wand der ursprünglichen Augenblase bilden. Dieselben wachsen stark in die Länge und setzen später in ihrer Gesamtheit die kugelförmige Linse zusammen, welche in die Augenblase hineinragt und einen großen Theil derselben einnimmt. Die Zellen der Augenblase aber, welche im Umkreise der in Linsenzellen umgewandelten liegen, differenziren sich zur sogenannten Iris, wogegen die übrige Wand der Augenblase zur Retina wird, welche aus den bekannten zweierlei Zellen aufgebaut erscheint. Außerdem sondern die Pigmentzellen der Retina, sowie wahrscheinlich die Linsenzellen den sogenannten Glaskörper ab, in welchem die fadenförmigen Fortsätze der Sehzellen verlaufen und der den Hohlraum der ursprünglichen Augenblase vollkommen ausfüllt.

Das proximale Linsenauge entsteht zweifellos auf dieselbe Weise wie das distale, nur dass hier nicht die äußere, sondern die proximalwärts gerichtete Wand der Augenblase sich zur Linse differenzirt. Im Anschluss daran wird die distale Wand der Augenblase von Retinazellen aufgebaut, welche am äußeren Pole des Auges zu Iriszellen, am inneren dagegen ausschließlich zu Sehzellen sich differenziren. Dazu gesellt sich noch ein gallertiger Stiel, welcher aus der Stützlammelle hervorgeht und zum Träger der Linse wird. An der Peripherie der Linse angelangt, zerfasert sich dieser Stiel in mehrere Ansläufer, welche sich zwischen den Linsenzellen einschieben.

Die beschriebene Entstehungsweise und der dadurch bedingte eigenthümliche Bau der Linsen Augen von *Charybdea* erlaubt sie in keinen der gegenwärtig bekannten Typen unterzubringen.

Es ließen sich bekanntlich bis jetzt zwei Typen unterscheiden, nach denen sämtliche Linsen Augen gebaut sind. Bei dem einen Typus entsteht die strukturlose Linse innerhalb der Augenblase und ist ein Absonderungsprodukt der Zellen, welche dieselbe zusammensetzen. Solchen Augen begegnen wir bei einigen Gastropoden, Cephalopoden, Anneliden und Peripatus. Beim anderen Typus entsteht die Linse außerhalb der primären Augenblase und ist entweder strukturlos (Stemma der Anthropoden und Augen der Arachnoideen, Myriapoden und Insektenlar-

ven) oder aus Zellen zusammengesetzt (Rückenaugen der Onchiiden, Augen der Lamellibranchiaten und Vertebraten). Im ersteren Falle entsteht die Linse durch Umwandlung und Verdickung der äußeren Cuticularschicht, im letzteren dagegen wahrscheinlich immer durch eine sekundäre Einstülpung des Ektoderms und nachherige Trennung von demselben.

Interessant und wichtig ist die von BÜTSCHLI<sup>1</sup> gegebene Erklärung der Entstehungsweise des Pectenauges, durch welche er wahrscheinlich machte, dass jedes Mal, wenn die Linse außerhalb der Augenblase entsteht, das Auge invertirt erscheinen muss. Diese Ansicht wurde durch die neueren Untersuchungen von LOCY<sup>2</sup> über die Spinnenaugen bestätigt, aus welchen es sich herausstellte, dass die Spinnenaugen invertirt sind. Durch die BÜTSCHLI'sche Theorie wurde aber ferner die Behauptung ausgesprochen, dass in anderen Fällen (d. h. wenn die Linse nicht außerhalb der Augenblase gebildet wird) die freien Enden der Sehzellen dem eintretenden Lichte zugewendet sein müssen, was sich an den eigenthümlich gebauten Linsenaugen der *Charybdea* bestätigte.

Nun zeigen die Linsenaugen der *Charybdea* in so fern einen abweichenden Bau, dass ihre, obgleich zellige Linse, weder innerhalb noch außerhalb der Augenblase entsteht, sondern ein Umwandlungsprodukt einer gewissen Partie (der äußeren oder seitlichen) ihrer Wand bildet.

Nicht uninteressant erscheint der Umstand, dass das rudimentäre, wahrscheinlich nicht mehr funktionirende Parietalauge einiger Reptilien (*Sauria*), wie die Untersuchungen SPENCER's<sup>3</sup> gezeigt haben, im Wesentlichen denselben Bau zu besitzen scheint, da seine Linse gleichfalls aus der äußeren Wand der Augenblase hervorgeht.

Demnach wäre man berechtigt, diese Augen in eine Kategorie mit den Linsenaugen der *Charybdea* zu bringen und für sie einen neuen, dritten Typus zu errichten, welcher den beiden anderen an die Seite zu stellen wäre.

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. Festschrift des naturh.-med. Vereins zur Feier des 500jährigen Bestehens der Ruperto-Carola. Heidelberg 1886. pag. 175—180.

<sup>2</sup> W. LOCY, Observations on the development of *Agelena nigra*. Bull. of the Mus. of compar. Zool. Vol. XII. No. 3. pag. 85—89.

<sup>3</sup> W. SPENCER, On the presence and structure of the pineal eye in *Lacertilia*. Quart. Journ. of Microsc. Sc. Vol. XXVIII. P. 2. N. S. No. CVI. 1886. pag. 165—238.



Diese Arbeit wurde im zoologischen Institute zu Heidelberg gemacht. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. O. BÜTSCHLI, sage ich für seine freundlichen Rathschläge und das lebhafte Interesse, welches er der Durchsicht meiner Präparate und dem Zustandekommen der Arbeit überhaupt widmete, meinen innigsten Dank.

Heidelberg, im Januar 1889.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel I—III.

Die Abbildungen wurden mit Hilfe des ZEISS'schen Zeichenapparates unter Anwendung des Beleuchtungsapparates von ABBÉ gezeichnet.

Dabei wurden verwendet: Oculare 2 und 4 und Objective *B*, *D* und die homogenen Immersionen SEIBERT  $\frac{1}{12}$ " und ZEISS Apochromat Obj. 2,0 mm, Apert. 1,30, Oc. 4,8 und 12. Die am Ende jeder Figurenerklärung angeführte Zahl bezeichnet annähernd die gebrauchte Vergrößerung.

### Bedeutung der Buchstaben.

<i>C</i> Cornea,	<i>LF</i> linke Seitenfläche des Randkörpers,
<i>c</i> centrales Ende der Zellen,	<i>Lf</i> Längsfurche,
<i>DP</i> Deckplatte,	<i>LW</i> Längswülste,
<i>DO</i> distales Linsenauge,	<i>La</i> Linsenzellen,
<i>Do</i> distales Becherauge,	<i>Nf</i> Nervenfaserschicht,
<i>DW</i> distale Wand des Becherauges,	<i>Nfb</i> Nervenfasern,
<i>Ec</i> Ektoderm,	<i>n</i> Kern,
<i>En</i> Entoderm,	<i>ncd</i> Kernkörperchen,
<i>En</i> , Entodermzellen mit eingelagerten Otolithen,	<i>O</i> Becherauge,
<i>G</i> Gallertfäden (Ausläufer der Stützlammelle),	<i>Oc</i> Pigmentauge oder Ocellus,
<i>Gl</i> Glaskörper,	<i>OF</i> obere (umbrellare) Randkörperfläche,
<i>Gv</i> Gastrovascularraum,	<i>Ot</i> Otolithensack,
<i>Gz</i> Ganglienzellen,	<i>Otl</i> Otolith,
<i>Gz.m</i> multipolare Ganglienzellen,	<i>P</i> Pigmentkörnchen,
<i>GR</i> Glockenrand,	<i>PO</i> proximales Linsenauge,
<i>G.St</i> gallertige Stütze des proximalen Linsenauges,	<i>Pb</i> proximales Becherauge,
<i>h.Gl</i> hyaline Glaskörperschicht,	<i>PW</i> proximale Wand des Becherauges,
<i>Ir</i> Iris,	<i>Pe</i> ektodermiales Plattenepithel,
<i>Irz</i> Iriszellen,	<i>Pk</i> Pigmentkegel,
<i>L</i> Linse,	<i>Pz</i> Pigmentzellen,
	<i>p</i> peripheres Ende der Zellen,
	<i>R</i> Retina,

<i>RF</i> rechte Seitenfläche des Randkörpers,	<i>St.l</i> Stützlamelle,
<i>RG</i> Riechgrube,	<i>Sz</i> Sehzellen,
<i>RK</i> Randkörper,	<i>Sfx</i> sternförmige Zellen der Gallertschicht,
<i>RL</i> Randlappen,	<i>Ssz</i> Sinneszellen,
<i>RN</i> Ringnerv,	<i>Stz</i> Stützzellen,
<i>s</i> Stiel des Randkörpers,	<i>TP</i> Trichterplatte,
<i>SK</i> Sinneskolben,	<i>U</i> Umbrella,
<i>SL</i> Sinneslappchen,	<i>UF</i> untere (subumbrellare) Fläche des Randkörpers,
<i>SN</i> Sinnesnische,	<i>V</i> Velum,
<i>SU</i> Subumbrella,	<i>VS</i> Verwachsungstreifen der beiden Gefäßlamellen.
<i>Se</i> ektodermales Sinnesepithel,	
<i>Sf</i> Stützfaser,	
<i>Sp</i> Septum,	
<i>St</i> fadenartiger Fortsatz der Sehzellen oder Stäbchen,	

Fig. 1—22. *Charybdea marsupialis* Pér. und Les.

- Fig. 1. Ein Theil der Seitenfläche der Glocke mit Sinnesnische (*SN*) und darin entspringendem Randkörper (*RK*) von der Umbrellarseite betrachtet. 6—8.
- Fig. 2. Dasselbe schief von unten betrachtet. Um die basale, wulstig aufgetriebene innere Wand der Sinnesnische zu zeigen. 6—8.
- Fig. 3. Dasselbe von der Subumbrellarseite betrachtet. 6—8.
- Fig. 4. Dasselbe im optischen Längsschnitt. 6—8.
- Fig. 5. Rechtsseitige Ansicht des Randkörpers, um die Anordnung der Sehorgane zu zeigen. 50.
- Fig. 6. Randkörper von der unteren (subumbrellaren) Fläche betrachtet. 50.
- Fig. 7. Medianer Längsschnitt durch den Randkörper. 200.
- Fig. 8. Sinnesepithel (Ektoderm) aus zweierlei Zellen bestehend im Quer- bzw. Flächenschnitt. 750.
- Fig. 9. Längsschnitt durch das grubenartige Auge. 480.
- Fig. 10. Längsschnitt durch die beiden (distales *Do* und proximales *Po*) Becheraugen. 300.
- Fig. 11. Die beiden Becheraugen im Flächenschnitt, etwa durch die Mitte ihrer Höhe geführt. 300.
- Fig. 12. Längsschnitt durch die vordere Partie des distalen Linsenauges, um den Übergang der Retinazellen in Linsenzellen zu zeigen. 600.
- Fig. 13. Längsschnitt durch die innere Wand der Augenblase des distalen Linsenauges, um den feineren Bau der Retina und des Glaskörpers zu zeigen. 750.
- Fig. 14. Verschiedene Formen der Pigmentzellen des distalen Linsenauges; *a* die sogenannte Iriszelle vom centralen Abschnitt des Retinabechers. 800.
- Fig. 15. Pigmentzellen des proximalen Linsenauges; *a—b* aus dem äußersten (sog. Iriszellen), *c—d* aus dem mittleren und *e* aus dem inneren Abschnitt des Retinabechers. 750.
- Fig. 16. Sehzellen; *a—c* des distalen, *d—e* des proximalen Linsenauges; *d* aus der Mitte, *e* aus dem inneren Abschnitt (wo keine Pigmentzellen vorhanden sind) des Retinabechers. 750.

- Fig. 17. Ganglienzellen des peripheren Nervensystems; *a—b* bipolare, *c* multipolare Ganglienzellen; *a—b* 750; *c* 1100.
- Fig. 18. Querschnitt durch die Augenblase des distalen Linsenauges, etwa in der Höhe *xy* der Fig. 13 geführt, um den Verlauf der Stäbchen (*St*) und Pigmentkegel (*Pk*) im Glaskörper (*Gl*) zu zeigen. 1100.
- Fig. 19. Ein tiefer gelegener Querschnitt etwa in der Höhe *x, y*, der Fig. 13 geführt, die gegenseitige Anordnung der Pigment- (*Pk*) und Sinneszellen (*Sz*) zeigend. 1100.
- Fig. 20. Noch tiefer geführter Querschnitt etwa in der Höhe *x, y*, der Fig. 13. Man gewahrt die Kerne (*n*) der Sehzellen (*Sz*). 1100.
- Fig. 21. Querschnitt durch die Augenblase des proximalen Linsenauges, um den Verlauf der Stäbchen im Glaskörper zu zeigen. 1100.
- Fig. 22. Längsschnitt durch das proximale Ende des Randkörpers unweit der Becheraugen, um den Bau und Anordnung der multipolaren Ganglienzellen des centralen Nervensystems zu zeigen. 750.

Fig. 23—31. *Aurelia aurita* Lam.

- Fig. 23. Ein Theil des Schirmrandes an der Stelle der zwischen den zwei Randlappen (*RL*) gelegenen Einkerbung von der Umbrellarseite betrachtet. 6—8.
- Fig. 24. Dasselbe in seitlicher Ansicht. 6—8.
- Fig. 25. Linksseitige Ansicht des Randkörpers, die Anordnung der Sinnesorgane zeigend. 60.
- Fig. 26. Randkörper von der subumbrellaren Fläche betrachtet. 60.
- Fig. 27. Medianer Längsschnitt durch den Randkörper und die Riechgrube (*RG*). 150.
- Fig. 28. Ein Theil des Pigmentauges oder Ocellus, um seine Zusammensetzung aus zweierlei Zellen zu zeigen. 500.
- Fig. 29. Querschnitt bezw. Flächenschnitt durch das Becherauge. 450.
- Fig. 30. Medianer Längsschnitt durch das große und kleine Becherauge. 800.
- Fig. 31. Querschnitt bezw. Flächenschnitt durch das Pigmentauge. 500.

# Über den Bau des Säugethiergehirns<sup>1</sup>.

## Vorläufige Mittheilung

von

**Dr. G. Jelgersma**

in Meerenberg (Niederlande).

---

Mit Tafel IV.

---

### I.

Wenn man von einem Stadium der Gehirnentwicklung, das man bei Reptilien findet und das ich »das indifferente Stadium« nennen möchte, ausgeht, so nimmt man in der aufsteigenden Reihe der Wirbelthiere nach zwei Richtungen hin eine weitere Differenzirung wahr, und zwar:

1) Durch eine ausschließliche Entwicklung der basalen Hirnganglien und durch das Stehenbleiben des Hirnmantels auf einer Entwicklungsstufe, die sich kaum über den oben angenommenen Ausgangspunkt erhebt, entsteht ein Bild, wie wir es bei den Vögeln finden. Die Formverhältnisse des Vogelhirns werden lediglich durch die großen Dimensionen bestimmt, welche die basalen Hirnganglien erreichen. Mit dieser Entwicklung der Basalganglien gehen noch andere Veränderungen Hand in Hand, auf die ich am Schlusse dieser Mittheilung noch zurückkommen will.

2) Durch eine sehr starke Entwicklung der Mantelsubstanz bei relativ geringerer Zunahme der Basalganglienmasse entsteht ein Typus der Hirnentwicklung, wie wir ihn bei den Säugethieren antreffen<sup>2</sup>.

---

<sup>1</sup> Übersetzt von Dr. H. KURELLA in Ahrweiler.

<sup>2</sup> Vgl. hierüber L. EDINGER, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. I. Frankfurt a. M. 1889.

In dieser Mittheilung will ich mich bemühen hervorzuheben, dass im Säugethiergehirn zugleich mit der überwiegenden Entwicklung der Mantelsubstanz der Hemisphären des sekundären Vorderhirns eine Formveränderung in der Medulla oblongata zu Stande kommt, die für die Organisation dieser Theile von größtem Belang ist, eine Formveränderung, durch die das Säugethiiergehirn eine so besondere Stellung in der ganzen Klasse der Wirbelthiere einnimmt und durch die es sich von allen anderen Hirnformen unterscheidet.

Von BELLONCI und OSBORN ist nachgewiesen worden, dass die Anwesenheit eines Corpus callosum nicht eine ausschließliche Eigenschaft des Säugethiergehirns ist.

Durch die letzten Untersuchungen von SCHULGIN und EDINGER ist ferner dargethan worden, dass auch die Ammonshornformation, und was zu ihr gehört, keine ausschließliche Eigenthümlichkeit des Säugethiergehirns darstellt.

Die vorliegende Mittheilung schließt sich einer früheren Studie an<sup>1</sup>, in der ich nachzuweisen versucht habe, dass in der Medulla oblongata und dem Hirnstamm des Menschen ein eigenthümliches System von Verbindungsbahnen und Ganglien besteht, welches zwischen dem großen und dem kleinen Hirn liegt und sich als ein abgeschlossenes Ganzes demonstrieren lässt. Der Verlauf dieses Systems, das ich hier noch einmal wiederholen will, ist folgender<sup>2</sup>:

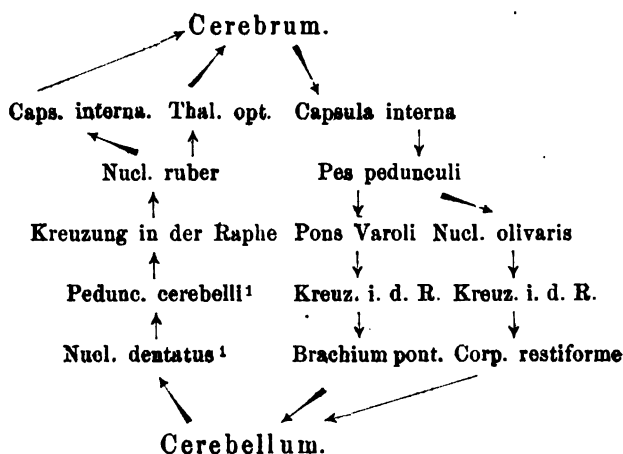
Von der Großhirnrinde (1) [und den damit gleichwerthigen Stammganglien? (2)] ausgehend, verbindet sich diese Bahn durch die Capsula interna und durch die beiden lateralen Theile des Pes pedunculi theils mit den gleichseitigen Kernen der Varolsbrücke (8, 9, 10), theils, durch die Brücke weiterlaufend, mit den Ganglienzellen des Nucleus olivaris (13). Sowohl die vordere, mit den Brückenkernen in Verband getretene Hauptmasse, als der weiter hinten mit dem Olivenkern sich verbindende Theil geht in der Raphe mit den Fasern der anderen Seite eine Kreuzung ein und begiebt sich zur Gegenseite. Die gekreuzten Fasern laufen nun, einerseits (die von den Ponskernen kommenden Züge) durch das Brachium pontis (11, 12), andererseits

<sup>1</sup> S. *Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde*. 1887. No. 21; ERLÉNMEYER's *Centralblatt für Nervenheilkunde*. 1887. Nr. 18, 19, 20.

<sup>2</sup> Man vgl. die auf Taf. IV beigegebene schematische Zeichnung. Die verschiedenen Theile der intellektuellen Bahnen und Centren sind in ihrem inneren Zusammenhange auf eine frontale Fläche projicirt und diese von ihrer vorderen (ventralen) Seite gesehen. Die centrifugale Bahn liegt dann oberflächlich, die centripetale darunter.

(die von der Olive kommenden Nerven) durch das Corpus restiforme (19), wahrscheinlich direkt nach der Kleinhirnrinde, und zwar die ersteren wahrscheinlich ausschließlich nach den Hemisphären, die letzteren wahrscheinlich nach dem Vermis cerebelli. Weiterhin verbindet sich die Rinde des Kleinhirns (16) mit dem Nucleus dentatus (17), aus dem die Pedunculi cerebelli ad cerebrum entspringen (18)<sup>1</sup>, die sich im Niveau der Corpora quadrigemina in der Raphe kreuzen und sich dann mit dem Nucleus ruber (4) der entgegengesetzten Seite verbinden. Von hier aus gehen Faserausstrahlungen nach der Capsula interna (18) und dem Thalamus opticus (20), die schließlich wiederum an der Großhirnrinde enden (18, 20).

Das folgende Schema ist eine Darstellung dieses Systems:



Dieses ziemlich complicirte System ist beim Menschen nachgewiesen worden durch das Studium sekundärer Degenerationen und Atrophien, die nach bestimmt lokalisirten primären Affektionen im

<sup>1</sup> BECHTEREW (Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abtheilung. 1888. pag. 195 f.) beschreibt vier Abtheilungen des Pedunculus cerebelli, deren Markscheiden zu verschiedenen Zeiten zur Ausbildung kommen und von denen nur die größte innere Abtheilung mit dem Corpus dentatum in direktem Connexe stehe. Auch ich bin der Ansicht, dass wohl nicht alle Fasern des Kleinhirnstieles von dem Corpus dentatum ausgehen, habe aber in dem oben mitgetheilten Schema auf diese complicirten und noch nicht vollkommen in allen ihren Theilen gesicherten Verhältnisse der Einfachheit wegen keine Rücksicht genommen und nur die wichtigste Verbindung mit dem Nucleus dentatus angegeben.

Großhirn auftreten, durch die Untersuchung des Entwicklungsganges der die Aehsencylinder umgebenden Markscheiden und bei zahlreichen Thieren durch Experimente. Zur Konstruktion desselben sind eine Menge früherer Untersuchungen nothwendig gewesen, ehe es im Zusammenhang als System aufgefasst werden konnte, und manche Missgriffe sind ihr vorausgegangen.

Wenn ich es mir nun in dieser Abhandlung zur Aufgabe gemacht habe, das ganze System als solches bei den verschiedenen Säugethiergruppen nachzuweisen, so kann natürlich keine Rede davon sein, durch Experimente oder durch die Entwicklungsgeschichte die Verbindungen der Theile dieses Systems in jedem Falle wieder besonders zu demonstrieren. Aber ich gehe von der Voraussetzung aus, dass, wenn bei einer bestimmten Species — im vorliegenden Falle handelt es sich hauptsächlich um den Menschen — das System in seinen verschiedenen Theilen als Einheit erkannt ist, man es bei anderen Säugethierspecies ebenfalls als Einheit auffassen darf, sobald man nachweisen kann, dass die verschiedenen Glieder und Theile des Systems anwesend sind, und dass bei dieser Anwesenheit der Zusammenhang der Theile überall derselbe sein muss. Diese Voraussetzung hat eine so große innere Wahrscheinlichkeit, dass ich von jeder weiteren Beweisführung absehen kann.

Bei näherer Betrachtung, ob alle Theile dieses oben im Schema angegebenen Systems bei den verschiedenen Säugethiergruppen vorkommen, stößt man auf nur geringe Schwierigkeiten: bei allen Species lassen sich die Komponenten des Systems zum Theil schon durch die äußere Besichtigung und weiterhin auf Durchschnitten nachweisen. Ich brauche darauf im Augenblick nicht näher einzugehen, weil es ohne Weiteres deutlich werden wird, sobald ich die Entwicklungsstufen bespreche, die das System in den verschiedenen Gruppen der Säugethierklasse erreicht.

Wenn nun die Anwesenheit dieses complicirten und ausgebreiteten Ganzen, das ich bei einer früheren Gelegenheit »die intellektuellen Bahnen und Centren der Medulla oblongata und des Hirnstammes« genannt habe, als charakteristisches Zeichen des Säugethiergehirns angenommen werden darf, so ist auch ferner von Belang zu untersuchen, ob es innerhalb der Säugethierklasse Unterschiede in den Entwicklungsgraden giebt, die diese Theile erreichen. Und man wird in der That bei dieser Untersuchung durch eine ungeheure Verschiedenheit frappirt.

Es sei mir gestattet, vorerst mit einigen Worten anzugeben, in

wie weit man sich gegenwärtig befugt glaubt, aus der Entwicklung der Hirnoberfläche Schlüsse auf die größere oder geringere Höhe der Organisation des Gehirns zu ziehen.

Abgesehen von dem relativen Hirngewicht (verglichen mit dem des Körpers, welches Verhältnis ganz im Allgemeinen von Belang ist), ist es hauptsächlich der Bau der Furchen und Windungen, dem man einigen Werth zuerkennen muss. Diese Methode wird aber auf verschiedene Weise sehr beschränkt und dürfte nicht wohl geeignet sein, glaubhafte Schlüsse zu begründen. In erster Linie fallen alle lissencephalen Gehirne weg, einfach weil man Nichts nicht mit Etwas vergleichen kann. Doch auch die gyrencephalen Formen können nicht sämmtlich unter einander verglichen werden. Es ist bekannt, dass eine Zunahme des Körpergewichts stärkere Entwicklung der Furchen verursacht, ohne dass damit eine höhere Organisation verbunden ist. Deutlich ist dies z. B. bei einigen kleineren Affenarten, die eine fast glatte Hirnoberfläche besitzen und von denen durchaus nicht nachgewiesen ist, dass sie niedriger organisirt seien.\*

Es ist auch noch ein Umstand vorhanden, der den Werth dieser Untersuchungsmethode bedeutend einschränkt. Die beiden verglichenen Thierarten dürfen nämlich in dem phylogenetischen Stammbaum nicht zu weit von einander entfernt stehen, da sonst das Resultat ein sehr unsicheres wird. Aus diesen Gründen kann ich die Ansichten von BROCA, PANSCH und MEYNERT nicht theilen, die übrigens wieder unter sich sehr differiren und schon zu allerlei unfruchtbaren Streitschriften Anlass gegeben haben. Die Entstehung von Hirnfurchen und Windungen, abgesehen von der Fossa Sylvii, fällt in die spätere Zeit der phylogenetischen Entwicklungsperiode. Wenn nun zwei Thiergruppen, deren Furchen und Windungen mit einander verglichen werden sollen, beide von lissencephalen Formen abstammen, bei denen höchstens die Fossa Sylvii angedeutet ist, so darf man nicht erwarten, in der Bildung ihrer Furchen und Windungen Homologien zu finden. Dies gilt z. B., wenn man den Primatentypus mit dem Raubthiertypus vergleicht. Die gemeinschaftliche Stammform dieser Typen war, abgesehen von der Fossa Sylvii, lissencephal und darum ist der so eifrig geführte Kampf, betreffend das Wiederfinden des Sulcus centralis bei Raubthieren und anderen in Frage kommenden Gattungen, einfach nicht zu schlichten.

Noch klarer wird das, wenn man einander noch ferner stehende Gruppen, z. B. Wassersäugethiere mit Primaten vergleichen wollte; dies hat jedoch noch Niemand versucht.



Um Furchen und Windungen mit einander zu homologisiren, muss die Stammform sie bereits in größerem oder geringerem Maße besessen oder Andeutungen davon gehabt haben. Das ist wohl innerhalb des Primatentypus sowie innerhalb des Raubthiertypus der Fall gewesen, und das mag auch der Grund sein, wesshalb man in diesen Gruppen zu einheitlichen Resultaten gekommen ist.

Wenn man nun die Oberfläche des menschlichen Großhirns mit der des Affen vergleicht, so findet man:

1) bei dem Menschen eine viel reichere Bildung der sekundären Furchen und Windungen im Allgemeinen. Diese reichere Entwicklung im Vergleich mit der des Affen ist in diesem besonderen Falle leicht zu verfolgen, weil man die Hauptfurchen der beiden Gruppen mit einander homologisiren kann, und, indem man von den Affen den Ausgangspunkt nimmt, trifft man beim Menschen die übrigen Windungen und Furchen reicher entwickelt an.

2) findet man beim Menschen eine stärkere Entwicklung einiger lokalen Abtheilungen. Der Stirnlappen besitzt das größte Volumen und unterscheidet sich am auffallendsten von dem Stirnlappen des Affen. Ganz besonders kann dies innerhalb des Frontallappens noch an der BROCA'schen Windung beobachtet werden, die, wie bekannt, mit der Funktion der Sprache in enger Verbindung steht. Im Affenhirn ist dieser Theil nirgends zu finden. Auch die Occipital- und Temporallappen sind beim Menschen bedeutend stärker entwickelt als bei Affen; der Parietallappen dagegen zeigt nur geringe Unterschiede.

Aus diesen einfachen Thatsachen ist mit Sicherheit der Schluss zu ziehen, dass die Großhirnoberfläche beim Menschen bedeutend höher organisirt ist als bei den Affen.

Wenn man nun untersucht, wie sich der große Unterschied in der Großhirnoberfläche im Bau des Kleinhirns und der Medulla oblongata ausspricht, dann ist, sobald man auf die Entwicklung der durch mich als intellektuelle bezeichneten Bahn achtet, dieser Unterschied auch hier sehr auffallend, und man hat Gelegenheit zu beobachten, welche tiefe Kluft zwischen den Hirnorganisationen Beider besteht.

In erster Linie fällt eine erheblichere Größe der menschlichen Kleinhirnhemisphären auf, während der Größenunterschied des Vermis cerebelli bei diesen beiden Gruppen mehr in den Hintergrund tritt. Die Größendifferenz der Kleinhirnhemisphären ist sowohl von

außen als auf Durchschnitten derselben deutlich sichtbar und ganz beträchtlich.

Ferner besteht eben solch bedeutender Größenunterschied bei dem Pons Varolii, was aufs deutlichste aus der Thatsache folgt, dass beim Menschen das ganze Corpus trapezoideum durch die Ganglienzellen und Querfasern des Pons Varolii bedeckt ist. Bei den Affen ist dieser letztgenannte Körper an der ventralen Seite der Medulla oblongata ganz unbedeckt. Eine Eigenthümlichkeit des Pons Varolii beim Menschen ist, dass er distale Fortsätze zeigt, die sich bis zur Pyramidenkreuzung erstrecken, die sog. Nuclei arciformes. In einer früheren Studie<sup>1</sup> glaube ich, aus Gründen, die hier nicht zur Sache gehören, nachgewiesen zu haben, dass diese Nuclei arciformes zum Pons gerechnet werden müssen und dass man dieselben als einen beim Menschen distalwärts sich noch weiter erstreckenden Pons auffassen kann, der sich unter dem Einfluss der zunehmenden Großhirnoberfläche entwickelte. Bei keinem einzigen der durch mich untersuchten Säugethiere habe ich diese Nuclei arciformes wiederfinden können; von Affen besitze ich für diese Region keine Präparate, auf Zeichnungen habe ich aber nichts angedeutet gefunden.

Auch die weiteren Theile der intellektuellen Bahn in der Oblongata findet man beim Affen — im Vergleich mit dem Menschen — sehr schwach angelegt; dies gilt namentlich für den Nucleus ruber und die Pedunculi cerebelli ad cerebrum (welche letzteren ein einigermaßen undeutliches Bild geben, weil hier auch die Pyramidenstränge liegen), und ferner für den Nucleus olivaris und Nucleus dentatus.

Resümiren wir die angeführten Thatsachen, so scheint es, dass der Unterschied in der Entwicklung der intellektuellen Bahn bei Mensch und Affen sicherlich eben so groß ist, wie der Unterschied der Hirnoberfläche, und dass das höchst eigenartige Bild der Medulla oblongata beim Menschen durch die starke Entwicklung der intellektuellen Bahn verursacht wird.

Die Gesamtheit der hier in Betracht kommenden morphologischen Verhältnisse wird klar, wenn man nur die von mir in mehrfach erwähnten früheren Studien gegebene intellektuelle Bahn als Einheit auffasst und sie als in ihrer Entwicklung von der Großhirnoberfläche abhängig betrachtet.

Ob innerhalb des Genus Homo, von anthropologischem Standpunkte aus betrachtet, Verschiedenheiten in der Entwicklung der

<sup>1</sup> Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde. 1888. No. 20.

intellektuellen Bahn vorliegen, kann ich nicht angeben, da ich noch keine Untersuchungen an Gehirnen niederer Menschenrassen angestellt habe. Wenn man jedoch erwägt, dass sowohl im Gewicht des Großhirns als auch im Bau der Furchen und Windungen der Hirnoberfläche ein relativ nicht unbeträchtlicher Unterschied zwischen den höheren und niederen Menschenrassen besteht, so ist die Wahrscheinlichkeit groß, dass man auch in der Entwicklung der intellektuellen Bahn Verschiedenheiten entdecken wird.

Hieran kann ich noch eine andere Thatsache beifügen, die durch mich schon mehr als einmal beobachtet worden ist. Bei einem chronisch Geisteskranken wurde bei der Sektion ein Gehirn gefunden, welches das ungewöhnlich große Gewicht von 1625 g zeigte. Und abgesehen von diesem sehr erheblichen Gewichte war mit unseren gegenwärtigen Hilfsmitteln keine pathologische Abweichung an dem Gehirn zu entdecken. Das Präparat zeichnete sich ferner durch eine mehr als normale Entwicklung des Pons Varoli, des Nucleus ruber und der Kleinhirnhemisphären aus.

Umgekehrt findet man in Fällen von beträchtlicher Verminderung der Hirnoberfläche und des Hirngewichts (ohne dass andere, deutlich wahrnehmbare Veränderungen vorhanden wären) die Entwicklung der intellektuellen Bahn in der Medulla oblongata stark reducirt.

Auf diesen Thatsachen fußend, kommt es mir als eine wichtige Aufgabe vor, zu untersuchen, in wie weit der einfachere Bau der Hirnoberfläche bei den niederen Menschenrassen auf die Entwicklung der intellektuellen Bahn in der Medulla oblongata von Einfluss ist.

Es verdient nun noch eine andere Gruppe von Säugethieren erwähnt zu werden, die eine hohe Entwicklung der intellektuellen Bahn verräth, nämlich die Wassersäugethiere: Phoca, Delphinus etc.<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Die Gruppe der Wassersäugethiere umfasst sehr verschieden organisirte Arten. Zwar glaube ich sie vom Gesichtspunkte der Hirnorganisation aus zusammenfassen zu können, aber ich will ausdrücklich hervorheben, dass aus der Übereinstimmung in der massiven Entwicklung der intellektuellen Bahn nicht auf Familienverwandschaft geschlossen werden darf.

Wenn einmal die Konstruktion der intellektuellen Bahn als Säugethiermerkmal gegeben ist, dann äußert sich höhere psychische Entwicklung einfach durch Vergrößerung derselben. Phylogenetisch verschiedene Säugethierformen können eine gleiche oder ähnliche Entwicklung der intellektuellen Bahn aufweisen, weil sich ihre psychische Entwicklung ungefähr gleich kommt. Die gleiche Entwicklung der intellektuellen Bahn giebt also kein Recht, auf einen gleichen phylogenetischen Entwicklungsgang zu schließen. Dies ist auch der Fall

Es ist bekannt, dass bei diesen Thieren die Großhirnoberfläche eine beträchtliche Entwicklung der Furchen und Windungen zeigt. Man darf bei diesen windungsreichen Gehirnen nicht daran denken, Homologien mit dem Primaten- oder Raubthiertypus aufzufinden. Diese Thierarten stehen in ihrer Entwicklung zu weit von einander ab, und da die Wassersäugethiere alle ziemlich umfangreich sind, giebt die Entwicklung ihrer Furchen und Windungen nur einen unzuverlässigen Maßstab für die Höhe ihrer Hirnorganisation ab.

Deutlicher wird die Sache, wenn man die Entwicklung der intellektuellen Bahn in der Oblongata untersucht. Dann zeigt sich, dass diese Bahn bei den Wassersäugethieren in hohem Grade, relativ eben so stark wie bei den Affen, entwickelt ist. Die Hemisphären des Kleinhirns haben beispielsweise im Verhältnis zu dem Vermis cerebelli große Dimensionen, der Pons Varoli ist stark entwickelt und bedeckt das Corpus trapezoideum vollständig oder lässt es nur — wie bei Phoca — sehr wenig frei, der Nucleus olivaris tritt distal von dem Pons, wie beim Menschen, als eine kleine Erhöhung hervor, ist jedoch mehr ventral gelegen. Diese Verhältnisse zeigen einen hohen Entwicklungsgrad der intellektuellen Bahn und man darf hieraus auf eine hohe Entwicklungsstufe der Hirnoberfläche schließen.

In diesem Fall also, wo der Vergleich der Gehirnoberfläche der Wassersäugethiere mit den Primaten wenig zuverlässige Resultate ergab, werden diese letzteren auf nicht unwillkommene Weise durch eine Vergleichung der intellektuellen Bahn in der Oblongata ergänzt.

Eine bedeutend schwächere Entwicklung der intellektuellen Bahn finden wir bei den Carnivoren. Hier ist das Volumen der Kleinhirnhemisphären im Vergleich mit den vorher genannten Säugethier-

---

mit den Wassersäugethieren. Hier stelle ich mir vor, dass verschieden organisirte Thierformen unter äußere Umstände gekommen sind, durch welche sie beide höhere psychische Entwicklung erlangt haben. Und diese höhere psychische Entwicklung äußert sich bei den phylogenetisch verschiedenen Thierformen auf dieselbe Weise, nämlich durch Zunahme des Volumen der intellektuellen Bahn. Umgekehrt können phylogenetisch nahe verwandte Formen eine sehr verschiedene Entwicklung der intellektuellen Bahn auf Grund ihrer verschieden hohen psychischen Entwicklung offenbaren. Ein sprechendes Beispiel hierfür bildet die Entwicklung der intellektuellen Bahn bei den Primaten. Zwischen Mensch und Affe besteht in dieser Hinsicht ein so großer gradueller Unterschied, wie sonst nirgends zwischen zwei phylogenetisch nahe verwandten Säugethierformen. Hieraus zu schließen, dass Mensch und Affe phylogenetisch nicht nahe verwandt sein sollten, wäre fehlerhaft.

gruppen sehr verringert; der Pons Varoli streckt sich weniger weit distal aus, die Oliven sind zu kleinen Ganglienzellenhaufen reducirt, die Nuclei rubri haben an Breite abgenommen und die Pedunculi cerebri und cerebelli zeigen sich auf Durchschnitten von bedeutend kleinerem Umfang.

Eine noch weiter vorgeschrittene Reduktion findet man bei den Ruminantia, Solidungula und Pachydermata. Diese sind alle Säugethiere, die ein großes Körpergewicht besitzen, und in Folge dessen findet man bei ihnen auch eine ziemlich complicirte Entwicklung der Furchen und Windungen der Hirnoberfläche.

Untersucht man jedoch, wie sich die Entwicklung der intellektuellen Centren und Bahnen in der Medulla oblongata verhält, so zeigt sich, dass sie, was die Hirnentwicklung betrifft, noch unter den Carnivoren stehen. Auch auf andere Weise ergibt sich die relative Kleinheit dieser Bahn aufs deutlichste. Wenn man nämlich dieselbe mit den direkten Centren des peripheren Nervensystems, z. B. mit den Corpora quadrigemina anteriora oder posteriora, vergleicht, so zeigt sich ein sehr bedeutendes Überwiegen dieser letztgenannten Centren, oder — was richtiger ist — eine bedeutend geringere Entwicklung der intellektuellen Centren.

Man findet häufig die Angabe, dass die Entwicklung der Corpora quadrigemina bei bestimmten Thiergruppen in umgekehrtem Verhältnis zu der Höhe ihrer Hirnorganisation steht. Das ist innerhalb gewisser Grenzen wohl richtig. Aber um einen richtigen Vergleich zu haben, muss man sie mit etwas Anderem vergleichen; das Vergleichungsobjekt ist bisher immer verkehrt oder ungenau gewählt worden. Verkehrt ist es, wenn man ein anderes primäres Centrum im Reflexbogen nimmt; ungenau, wenn man ein gemischtes System, z. B. den Pes pedunculi, damit vergleicht. Richtig dagegen ist es, wenn man das eine oder das andere Glied der intellektuellen Bahn zum Vergleich wählt, beispielsweise die Hemisphären des Kleinhirns oder Durchschnitte durch die Pedunculi cerebelli ad cerebrum: denn die intellektuelle Bahn ist in ihrer Entwicklungsstufe von dem Großhirn abhängig, die primären Kerne des Reflexbogens jedoch nicht.

Vergleicht man das Corpus quadrigeminum eines Pferdes mit einem der Theile der intellektuellen Bahn, so ist in der That das Überwiegen des ersteren über letztere auffallend.

Die Formen von Säugethiergehirnen, die nun noch übrig bleiben, sind hauptsächlich lissencephale. Ganz ohne Windungen sind diese Gehirne jedoch nicht; erstens ist immer eine Fossa Sylvii vorhanden,

und zweitens findet man stets eine Ammonshornwindung. Diese Ammonshornformation kann manchmal, wie beim Kaninchen, eine hohe Entwicklung erreichen und die Hälfte von dem Volumen des Großhirns ausmachen; wie bekannt, streckt sie sich dann dorsal vom Corpus callosum aus und kann selbst, wie beispielsweise eben beim Kaninchen, mit der der anderen Seite verwachsen.

Es ist ohne Weiteres klar, dass man durch Vergleichen zwischen Gyrencephalen und Lissencephalen sehr geringe Aufschlüsse über die Bildungsstufe der letzteren erhält, besonders wenn man dabei in Betracht zieht, dass das Körpergewicht bei diesen letztgenannten Thierspecies immer ein relativ sehr kleines ist.

Vergleicht man nun die Entwicklung der intellektuellen Bahn, die sich auch in diesen Gehirnformen leicht wiederfinden lässt, z. B. mit derjenigen bei den Carnivoren, so zeigt es sich deutlich, dass sie in geringerem Maße entwickelt ist und dass beispielsweise das Kaninchen, was die Kleinhirnhemisphären, Pons Varolii etc. anbelangt, hinter dem Hunde zurücksteht. Hinter dem Kaninchen stehen Ratte, Maulwurf und Igel noch weiter zurück.

Über Marsupialia und Edentata kann ich kein Urtheil aussprechen, da die Gehirne dieser Thiere mir nicht zur Verfügung stehen; aus Zeichnungen derselben, die mir in die Hände kamen, scheint hervorzugehen, dass auch sie intellektuelle Bahnen und Centren besitzen.

Untersucht man nun, in wie weit die Entwicklung der intellektuellen Bahn ein gutes Hilfsmittel an die Hand giebt, um die höhere oder niedere Organisation eines Gehirns zu bestimmen, so findet man, dass dies doch nur in sehr beschränktem Maße der Fall ist; auch hiermit kommt man nicht über eine ziemlich rohe Abschätzung hinaus. Ich betrachte die Berücksichtigung der Entwicklung der intellektuellen Bahn deshalb auch mehr als eine Vermehrung unserer gegenwärtigen Kenntnis, die uns so oft ganz im Stich lässt. Wie ich bereits zeigte, gab die Vergleichung der Hirnwindungen bei den Wassersäugethieren und eben so bei den Ruminantia etc. keine Sicherheit. Indem ich nun bei diesen Formen auf den Entwicklungsgrad achtete, den die intellektuelle Bahn in der Medulla oblongata zeigt, kam ich zu der Überzeugung, dass die Wassersäugethiere eine ziemlich hohe Stufe der Hirnentwicklung einnehmen, während dies bei den Ruminantia in viel geringerem Maße der Fall ist. Dadurch endlich, dass ich auch lissencephale Formen in den Kreis meiner Untersuchungen brachte, weil auch hier die intellektuelle Bahn unter

denselben Umständen vorkommt, wurde es möglich, sich ein annäherndes Urtheil über diese Gehirne zu bilden.

Über die Bedeutung des Vermis cerebelli sind wir noch im Unsichern; dies rührt ohne Zweifel zum großen Theile von der sehr lückenhaften Kenntnis her, die wir über die Verbindungsbahnen dieses Organs mit anderswo gelegenen Theilen besitzen. Durch eine Vergleichung des Vermis cerebelli bei den verschiedenen Säugethieren unter einander und ferner mit den Hemisphären des Kleinhirns wird es unwahrscheinlich, dass dieser Theil die gleiche Bedeutung wie die Hemisphären hat. In der absteigenden Reihe der Säugethiere findet man, dass die Hemisphären des Kleinhirns zugleich mit den weiteren Theilen der intellektuellen Bahn sehr schnell an Größe abnehmen, während dies von dem Vermis cerebelli nicht gesagt werden kann; letzterer ist innerhalb der Klasse der Säugethiere ein sehr konstantes Organ.

Wenn man nun annehmen darf, dass der Vermis cerebelli eben so wie die Kleinhirnhemisphären in seiner Entwicklung mit derjenigen bestimmter Theile des Großhirns in Koordination steht, so wird man in der Reihe der Säugethiere an die Stammganglien denken, die innerhalb dieser Klasse ungefähr dieselbe Größe erreichen. Gestützt wird diese Vermuthung durch die Verhältnisse, die wir bei den Vögeln finden. Durch den niedrigen Entwicklungsgrad der Mantelsubstanz ist es bei diesen Thieren nicht zur Entwicklung der Kleinhirnhemisphären und der übrigen Bahnen und Centren der intellektuellen Theile in der Medulla oblongata gekommen. Vielleicht muss man aber die sehr kleinen lateralen Fortsätze des Vermis cerebelli bei den Vögeln als Rudimente dieses Hemisphärensystems auffassen. Mit der sehr beträchtlichen Entwicklung jedoch, welche die Stammganglien bei den Vögeln erreichen, geht eine ebenfalls starke Entwicklung des Vermis cerebelli Hand in Hand, so dass die Annahme, dass dieses letztere Organ mit der Bildungsstufe der Stammganglien zusammenhängt, mir nicht ungerechtfertigt erscheint.

Ich muss aber ausdrücklich hervorheben, dass ich hier nicht mehr als eine Vermuthung ausspreche, weil das Thatfachenmaterial, über das ich in dieser Sache zu verfügen habe, noch zu beschränkt ist, um ein sicheres Urtheil zu gestatten. Wahrscheinlich liefert die Entwicklungsgeschichte der Markscheide um den Achsencylinder in der Verbindungsbahn zwischen Vermis und Stammganglien bei den Vögeln ein geeignetes Objekt, um dies Problem seiner Lösung näher zu bringen.

Endlich will ich auf die nach meiner Ansicht wichtige, aber für uns unbegreifliche Thatsache hinweisen, dass bei den Wirbelthieren, wo die graue Substanz des sekundären Vorderhirns sich in beträchtlichem Maße — von den Reptilien als dem indifferenten Stadium ausgehend — bei den Vögeln zu den Stammganglien und bei den Säugethieren zur Mantelsubstanz entwickelt, — dass bei diesen letztgenannten Thieren gleichzeitig hiermit in ziemlich großer Entfernung eine andere Anhäufung grauer Mantelsubstanz sich bildet, das kleine Gehirn, welches durch ein complicirtes System von Verbindungswegen und zwischenliegenden Ganglien mit dem Großhirn, zu dem es in gegenseitigen Beziehungen sich befindet, in Zusammenhang steht.

In einer früheren Mittheilung<sup>1</sup> habe ich darauf hingewiesen, dass das Kleinhirn durch die intellektuellen Bahnen und Centren in der Medulla oblongata auf ganz eigenartige Weise mit dem Großhirn zusammenhängt, dass die Verbindung beider mit dem Reflexbogen viel Übereinstimmung zeigt, dass sie entwicklungsgeschichtlich auf dieselbe Weise entstehen und dass auch die Bildung der Markscheide um den Achsencylinder in ihren Verbindungswegen ungefähr gleichzeitig zu Stande kommt. Nun scheint es, dass auch ihre phylogenetische Entwicklung, wenigstens bei Säugethieren und Vögeln, ungefähr zur gleichen Zeit erfolgt.

Auf diese Thatsachen gestützt, halte ich mich für berechtigt, die Ansicht auszusprechen, dass, während wir mit gutem Grunde in den Großhirnhemisphären das materielle Substrat unserer psychischen Funktionen suchen, auch das kleine Hirn damit zusammenhängt, dass also die Funktionen des Cerebellum psychischer Natur sind. Auf welche Weise das Kleinhirn an unseren psychischen Funktionen Theil nimmt, kann man natürlich nicht feststellen; die materiellen Processe, die die psychischen begleiten, werden uns dadurch vielleicht um so räthselhafter.

In dieser Mittheilung glaube ich nachgewiesen zu haben, dass das Gemeinsame und Charakteristische im Bau des Säugethiergehirns in den Folgen besteht, welche mit der Entwicklung des Hirnmantels einhergehen; es ist dies die Bildung eines besonderen Systems von Leitungsbahnen und Centren, von denen das eine Ende im Hirnmantel selbst liegt, während das andere sich in den Hemisphären des Cerebellum befindet. Der Verlauf dieser Bahn ist noch nicht in

---

<sup>1</sup> Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde. 1888. Nr. 21.



allen Einzelheiten bekannt; vor Allem ist es unsicher, wie in dem centripetalen (dem Großhirn sich zuwendenden) Theile die Verbindung mit dem Thalamus opticus und mit dem Großhirn selbst statt hat.

Ferner glaube ich gezeigt zu haben, dass innerhalb der Säugethierklasse die Entwicklung, die diese Bahn erreicht, mit dem höheren oder niedrigeren Grad der allgemeinen Hirnorganisation zusammenhängt und dass die Entwicklung dieser Theile hierfür in gewissem Sinne ein Maßstab ist.

Ein äußerst rudimentäres Vorkommen dieser Bahnen und Centren bei Reptilien und Amphibien kann ich vorläufig nicht bestimmt erkennen, indessen kann man als sicher angeben, dass sie bei diesen sehr unbedeutend sind. Der Wahrheit am nächsten wird man wohl sein, wenn man — wie ich bereits im Anfang sagte — bei den Reptilien ein indifferentes Stadium annimmt. Volumenzunahme der Stammganglien und Entwicklung des mittleren Theiles der einfachen Kleinhirnlamelle zum Vermis cerebelli ist für die Vögel kennzeichnend. Zunahme der Mantelsubstanz und weniger intensives Wachsen der Stammganglien mit Ausbildung der lateralen Theile der indifferenten Kleinhirnlamelle zu den Hemisphären und des Mittelstückes zum Vermis cerebelli, sowie die Entwicklung der Verbindungsbahnen zwischen diesen Theilen sind Merkmale der Säugethiere.

Die hiermit gegebenen Darlegungen sollen nur eine vorläufige Mittheilung bilden. Besonders von entwicklungsgeschichtlicher Seite muss der Gegenstand noch ausgearbeitet werden; auf diesem Gebiete wird man ohne Zweifel noch sehr wichtige Dinge finden.

## II.

In einer anderen Richtung noch und im Anschluss an das oben Gesagte will ich in dieser Studie eine vorläufige Mittheilung geben; sie betrifft das Entstehen der Windungen sowohl im Klein- wie im Großhirn.

Wie schon oben gesagt, muss man das Entstehen der Hirnwindungen, d. h. die Vergrößerung der Hirnoberfläche von zwei Momenten abhängig machen, nämlich

- 1) von der Zunahme des Körpergewichts, und
- 2) von der höheren psychischen Entwicklung.

Wird nun durch eine dieser beiden Ursachen die Hirnoberfläche vergrößert, so macht man sich über die Art und Weise, wie diese

Vergrößerung zu Stande kommt, ganz verschiedene Vorstellungen. Man hat gedacht, dass die Hirnoberfläche schneller zunähme als der Schädelinhalt und dass sich in Folge hiervon die Oberfläche durch mechanischen Druck in Falten legen müsste; oder dass die Hirnfurchen mechanisch durch den Druck der Gefäße entstünden; und so bestehen noch manche andere Vorstellungen. Es würde mich zu weit führen, eine detaillirte Kritik dieser Anschauungen zu geben; ich begnüge mich mit der Mittheilung, dass alle diese Vorstellungen mir unrichtig erscheinen, und will versuchen, eine bessere zu geben.

Von vorn herein muss ich bemerken, dass der Gegenstand bis heute in höchst einseitiger Weise betrachtet worden ist. Wenn durch eine der beiden oben genannten Ursachen die Hirnoberfläche zunimmt, so ist dies nicht das Einzige, was sich im Organismus vollzieht, sondern etwas Anderes schließt sich unmittelbar daran an. Eine bloße Zunahme der grauen Substanz hat nichts zu bedeuten, wenn nicht eine Zunahme der Verbindungswege zwischen den verschiedenen Theilen der grauen Substanz Hand in Hand damit geht. Diese Verbindungswege sind in dem erwachsenen Säugethierhirn meistens markhaltige Nervenfasern. Graue Substanz an sich, ohne diese Verbindungen, hat einfach nichts zu bedeuten. Dass diese markhaltigen Nervenfasern einen sehr großen Raum einnehmen, ist an jedem Schnitte durch die menschlichen Hemisphären deutlich sichtbar. Dass ferner diese Nervenfasern in der Hirnrinde selbst in großer Anzahl vorkommen, kann man an einem Präparat sehen, das nach der Methode WEIGERT's hergestellt ist. Endlich scheint es, dass durch das Entstehen dieser markhaltigen Nervenfasern eine große Volumenzunahme des Hirns stattfindet. Bei einem neugeborenen Kinde fehlen die Markfasern im Gehirn noch zum größten Theile und man findet hauptsächlich nur nackte Achseneylinder. Die Markfasern entstehen meist im Verlaufe des ersten Jahres, und man bemerkt in dieser Zeit eine beträchtliche Zunahme des Hirnvolumens. Nach HUSCHKE wird ein Kind mit  $\frac{1}{3}$  seines definitiven Hirngewichts geboren. Im ersten Jahre, in der Zeit, wo die meisten Markscheiden entstehen, steigt das Volumen auf  $\frac{2}{3}$  — das Doppelte des ersten Jahres — und das letzte Drittel bildet sich zwischen dem 3. und 21. Jahre. Diese schnelle Zunahme des Hirnvolumens muss zum großen Theil der Bildung der Markscheiden um die Achseneylinder zugeschrieben werden; die Zunahme der Ganglienzellen tritt mehr in den Hintergrund.

Der kurze Sinn dieser Auseinandersetzung ist, dass bei der

Anwesenheit einer beträchtlichen Menge grauer Substanz, wie es beim Menschen der Fall ist, auch ein großer Raum durch die Verbindungswege zwischen den verschiedenen Punkten der Hirnoberfläche eingenommen wird, und dass die große Masse dieser Verbindungswege ein Volumen bildet, welches als massiver Körper von der grauen Substanz als flächenhafter Körper wie von einer Kappe bedeckt wird.

Gehen wir nun von einer lissencephalen Hirnform aus, wo also die graue Substanz als eine mehr oder weniger kugelförmige Kapsel die weiße Substanz, die Verbindungswege zwischen den verschiedenen Theilen der Kugel, als den Kern umgiebt. Und setzen wir ferner voraus, dass die graue Oberfläche, sei es durch Vergrößerung des Körpervolumen, sei es durch höhere intellektuelle Entwicklung, an Ausdehnung zunimmt. Die Folge hiervon muss, wie ich oben zu zeigen versucht habe, eine Vermehrung der Verbindungsfasern sein, die bei den Säugethieren markhaltige Nervenfasern sind. Stellen wir uns nun vor, dass, von der ursprünglichen Form ausgehend, ein vollkommen gleichförmiger Körper entsteht von doppelt so großer Ausdehnung, so erhält man folgende Verhältnisse:

Die als Oberfläche fungirende graue Substanz nimmt proportional dem Quadrat des Radius zu, wird also vervierfacht. Der Kern, die Leitungsbahnen der weißen Substanz, würde aber proportional der dritten Potenz des Radius zunehmen, also 8mal vergrößert werden. Für den Fall also, dass wir annehmen müssen, dass eine 4mal so große Oberfläche ein 8mal so großes Volumen an Verbindungswegen braucht, war die Gelegenheit gegeben, dass durch Vermehrung der Hirnoberfläche ein Körper entstand ähnlich dem, von welchem wir ausgegangen waren.

In den meisten Fällen jedoch kann diese Annahme nicht zutreffen, vor Allem dann nicht, wenn man sehr verschieden große Thiere mit einander vergleicht, wo beispielsweise der Radius 10mal so groß geworden ist; die Oberfläche müsste sich dann um das Hundertfache, der Inhalt um das Tausendfache vergrößert haben.

In der aufsteigenden Reihe der Säugethiere muss man also einmal zu Entwicklungsformen kommen, wo ein Missverhältnis zwischen der vergrößerten Hirnoberfläche und dem vorhandenen Raum für die Verbindungsbahnen besteht. Es müssten danach Formen entstehen, wo für die Leitungsbahnen ein zu großer Inhalt gegeben ist, den sie nicht auszufüllen im Stande wären. Was muss die Folge hiervon sein? Natürlich die allein, dass Inhalt und Oberfläche sich einander

accommodiren, und zwar ist dies nur dadurch möglich, dass die Oberfläche sich in Furchen und Windungen legt. So entsteht ein Körper, der bei größerer Oberfläche einen kleineren Inhalt besitzt.

Wenn man die Sache plastisch darstellen will, muss man sie folgendermaßen ausdrücken: Bei Zunahme der grauen Substanz an der Oberfläche müssen jedes Mal Gruben und Furchen entstehen, weil die weiße Nervenmasse nicht im Stande ist, den in stärkerem Verhältnis zunehmenden Inhalt auszufüllen. Diese Gruben und Furchen haben einen doppelten Zweck: sie vergrößern die Oberfläche und verkleinern den Inhalt.

Das Entstehen von Hirnwindungen und Furchen kann also als gegenseitige Raumaccommodation von grauer Substanz und Verbindungswegen betrachtet werden.

Dieser Schluss, der für mich die nothwendige Konsequenz eines logischen und einfachen Gedankenganges ist, erklärt, warum und auf welche Weise Hirnwindungen entstehen müssen. Er erklärt aber nicht, in welcher Form sie entstehen. Nun können wir bemerken, dass die Bildung der Hirnwindungen innerhalb der verschiedenen Thierarten eine ziemlich konstante ist. Um diese konstante Form zu erklären, müssen noch andere Umstände in Betracht gezogen werden, die ich nicht kenne.

Es ist also einfach das Wachsthum der konstituierenden Elemente des Cerebrum, welches zur Entstehung der Windungen führt. Bis zum heutigen Tage hat man bei diesem Wachsthum die Aufmerksamkeit einzig auf die graue Oberfläche beschränkt, ohne dabei zu bedenken, dass die graue Oberfläche allein keine Möglichkeit hat, zu existiren, sondern dass die Zunahme der grauen Substanz nothwendigerweise mit einer Zunahme der Verbindungswege Hand in Hand gehen muss.

Der oben erwähnte Schluss giebt, von einem allgemein biologischen Standpunkte aus betrachtet, nach zwei Richtungen hin Anknüpfungspunkte, die ich hier in Kürze besprechen will, ohne auf nähere Einzelheiten einzugehen.

In erster Linie glaube ich nachgewiesen zu haben, dass das Missverhältnis zwischen Schädelinhalt und Hirnoberfläche nicht die Ursache der Hirnwindungen ist. Ich muss mich somit gegen die alte mechanische Theorie erklären. Im Allgemeinen ist es sehr schwierig, sich eine Vorstellung davon zu machen, wie auf solche Weise durch Druck und Zerrung das Gehirn sich in Falten legen und wie sich der übrige Inhalt direkt an dasselbe anpassen soll.

Ferner steht der Schädel und das Gehirn zu wenig in direktem funktionellen Verbande, als dass der Schluss, die Hirnform würde in so grob mechanischer Weise durch die Schädelform bestimmt, viel Wahrscheinlichkeit haben sollte.

Ist es mir gelungen, diese so unwahrscheinliche Druck- und Zerrungstheorie durch eine Klarlegung der Folgen einfachen Wachstums überflüssig zu machen, so scheint es mir auch, dass dergleichen Theorien für das Entstehen der allgemeinen Körperform wenig Werth haben, obgleich sie in letzter Zeit wiederholt in den Vordergrund getreten sind.

Der Leser wird bereits bemerken, dass ich die mechanischen Theorien meine, die in der Embryologie bei gewissen Kreisen solchen großen Platz einzunehmen drohen. Am klarsten findet man diese Auffassung in dem bekannten Buch von His: »Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung« ausgedrückt. Ich kann mir nicht vorstellen, dass die Körperform beim Embryo durch Spannung elastischer Platten allein bestimmt werden kann, und dergleichen Spannungen erklären nichts, wenn man direkt vor der Frage steht, warum sie sich ausspannen, und man muss dann wieder zu der örtlich verschiedenen Intensität in dem Wachsthum der Elemente seine Zuflucht nehmen.

Die oben genannte Druck- und Zerrungstheorie wird auch auf pathologischem Gebiete in eben so unmotivirter Weise angewendet. Ich will dies nur in Kürze an einem einzigen Beispiel ausführen. In der Rachitis erblickt man bekanntlich die Ursache für mehr oder weniger ausgeprägte Schädelabweichungen, und weil diese Schädelbildungen durch den Druck, welchen sie ausüben, einen unheilvollen Einfluss auf das Gehirn ausüben müssen, so wird Rachitis als eine Ursache von Geistesstörung angenommen. Diesem Beispiel möchte ich meinerseits ein anderes von mir selbst gegenüberstellen. Rachitis ist die Ursache für oft sehr bedeutende Rückgratsverkrümmungen. Diese drücken und modelliren das Rückenmark, aber Rachitis giebt niemals Phänomene von Rückenmarkskompression, außer da, wo diese Kompression am Rückenmark selbst deutlich zu erkennen ist. So scheint es auch mit dem Gehirn zu sein; ich kann mir nicht vorstellen, dass ein mehr oder weniger schiefer Schädel die Veranlassung zu ernsteren Störungen der Hirnfunktionen sein sollte, wenn nicht die Folgen dieses Druckes anatomisch deutlich ausgesprochen sind. Man konstatirt zwei Thatsachen, eine mehr oder weniger abnorme Schädelform und ein abnorm funktionirendes Gehirn, und nimmt

an, dass das eine die Folge des anderen ist, ohne die Möglichkeit zu berücksichtigen, dass beide Thatsachen vielleicht die Konsequenzen, Koeffekte einer dritten noch unbekannten Ursache sein können.

Noch in einer anderen Hinsicht verdient die Entwicklung der Hirnwindungen Aufmerksamkeit.

Wenn bisher von Windungen die Rede war, so hat man dabei ausschließlich die Windungen des Großhirns im Auge gehabt und niemals, oder doch nur sehr vorübergehend, an die eben so gut bestehenden Kleinhirnwindungen gedacht, und niemals hat man sich meines Wissens bemüht, das Entstehen beider Arten von Windungen mit einander in Verbindung zu bringen. Wahrscheinlich findet dies seine Ursache hierin, dass man das Entstehen der Großhirnwindungen immer — und wie es nun scheint mit Unrecht — der unzureichenden Ursache des Schädelwachsthums zugeschrieben, es aber a priori zu unwahrscheinlich gefunden hat, dass die Furchenbildung des Kleinhirns auf dieselbe Ursache zurückzuführen sei.

Im Folgenden will ich mich bemühen, das Entstehen von Windungen im Kleinhirn unter dieselben Gesichtspunkte zu bringen, wie ich das beim Großhirn gethan habe, und durch die Einheit, in welche diese beiden Hirnformationen gebracht werden können, wird, so hoffe ich, die Erklärung selbst um so wahrscheinlicher werden.

Hierbei gehe ich von der Thatsache aus, die ich im ersten Theil dieser Studie zu demonstrieren gesucht habe, dass die Entwicklung des Kleinhirns mit der des Großhirns in engem Verbande steht und dass jede Vermehrung der Großhirnoberfläche auch mit einer dem entsprechenden Vermehrung der Oberfläche des Kleinhirns sich kombinirt. Diese Zunahme der Kleinhirnoberfläche bedingt wiederum eine Vermehrung der Leitungsbahnen der Associationsfasern im Kleinhirn, sowie des gesammten Systems der intellektuellen Bahn. Auf diese Weise müssen aus derselben Ursache, die bei Gelegenheit der Großhirnoberfläche besprochen wurde, auch an der Oberfläche des kleinen Gehirns Furchen und Windungen entstehen.

Dies ist das allgemeine Princip, aber die speciellen Entwicklungsbedingungen des Kleinhirns im Gegensatz zum Großhirn modificiren dies Princip noch erheblich für ersteres.

Das Entstehen der Windungen im großen und im kleinen Hirn hält nicht gleichen Schritt und es ist hierüber Folgendes zu bemerken.

Bei den niederen Säugethiern, wo man ein lissencephales Großhirn antrifft, findet man im kleinen Hirn bereits gut entwickelte

Windungen vor, wie denn ein Kleinhirn ganz ohne Windungen bei den Säugethieren nicht zu entdecken ist. Eben so ist es bei den Vögeln; obschon bei dieser Thierklasse die Zunahme der grauen Substanz des Großhirns auf andere Weise zu Stande gekommen ist als bei den Säugethieren und in Folge hiervon das Mittelstück des Kleinhirns allein sich gebildet hat, so findet man doch auch hier in diesem Mittelstücke deutliche Windungen. Um ein glattes, windungsloses Kleinhirn zu finden, muss man zu noch niedrigeren Formen der Wirbelthiere herabsteigen und kommt zu Reptilien, Amphibien und Fischen, obschon auch hier nicht ausnahmslos<sup>1</sup>. Man sieht also, dass in dem Gehirn der Wirbelthiere die Furchen und Windungen des Kleinhirns eher entstehen, als die des großen Gehirns.

Was mag die Ursache hiervon sein? Dieses Phänomen lässt sich auf folgende Weise erklären.

Gehen wir von Formen aus, wo sowohl die Oberfläche des großen wie des kleinen Gehirns glatt ist, z. B. bei den Reptilien, so findet von hier aus die Zunahme der Hirnsubstanz auf zweierlei Weise statt:

1) Durch ausschließliches Dickenwachsthum der Stammganglien, wie es bei den Vögeln der Fall ist; hierbei kann natürlich von Windungen und Furchenbildung keine Rede sein, weil graue Substanz und Leitungsbahnen überall gleichmäßig durch einander verstreut liegen.

Bei dem Kleinhirn jedoch findet man nicht diese Zunahme der grauen Substanz en masse; diese breitet sich hier mehr längs der Oberfläche aus und durch Adaptation von Oberfläche (grauer Substanz) und Inhalt (Leitungsbahnen) entstehen hier bei den Vögeln die Windungen im Kleinhirn, während sie im Großhirn noch fehlen.

2) Durch Dickenwachsthum, kombinirt mit stärkerem Flächenwachsthum, wie man es bei Säugethieren findet. Durch diese kombinierte Wachstumsart trifft man bei den niederen und kleineren Säugethieren noch keine Hirnwindungen an. Hier können sich erst

---

<sup>1</sup> Namentlich unter den Selachiern finden sich mit mehr oder minder zahlreichen Windungen versehene Kleinhirnbildungen. Die Selachier besitzen keine Mantelsubstanz des Großhirns; die großen Massen grauer Substanz in ihrem Vorderhirn dürften wahrscheinlich den Stammganglien der höheren Wirbelthiere homolog sein. In Verband damit ist namentlich der mittlere Theil des Kleinhirns, ähnlich wie dies die Vögel zeigen, am besten entwickelt. Hinsichtlich der Sicherstellung des Details bedarf es jedoch noch eingehender Untersuchungen; auch die sehr verdienstlichen letzten Untersuchungen EDINGER's dürften diese Frage noch nicht zum endgültigen Abschlusse gebracht haben.

dann Windungen bilden, wenn die Flächenausdehnung der grauen Mantelsubstanz so groß wird, dass durch die bogenförmige Umspannung der Stammganglien, aus den bereits erwähnten Ursachen, ein zu großer Raum für die weiße und eine zu kleine Oberfläche für die graue Substanz entsteht.

Im kleinen Hirn dagegen findet beinahe nirgends eine massivere Anhäufung grauer Substanz statt, sondern es besteht von Anfang an ganz vorwiegend Flächenwachsthum, wesshalb hier früher die Umstände gegeben sind, die zur Bildung von Furchen und Windungen für nothwendig erachtet werden müssen.

Das Kleinhirn ist also dem Großhirn in der Furchenbildung voraus und es ist nothwendig, hier auf einen Umstand aufmerksam zu machen, welcher, aus dem anatomischen Bau der Kleinhirnrinde folgend, zur Beförderung des Flächenwachsthums beiträgt und dadurch ein frühes Entstehen von Windungen begünstigt.

Von den drei Schichten, aus denen die Rinde des Kleinhirns besteht, besitzt die oberste Lage wahrscheinlich keine Ganglienzellen oder Nervenfasern außer den Ausläufern der PURKINJE'schen Ganglienzellen, sondern nur die Zwischensubstanz und kleine Zellen, die wahrscheinlich nicht nervöser Art sind. Auf diese Lage folgt die Schicht der PURKINJE'schen Zellen. Diese ist nur eine Zellenlage dick und breitet sich wie eine dünne Decke über die darunter liegende Schicht aus. Anhäufungen dieser Zellen findet man nicht; nur bei der Katze trifft man, so viel ich weiß, hier und da kleine Zellenhaufen an. Es sind wahrscheinlich gerade diese Zellen, die sich mit den markhaltigen Nervenfasern der tieferen Lage verbinden und unter einander durch Associationsfasern zusammenhängen, und weil nun gerade diese Zellenlage solche außerordentliche Flächenausbreitung besitzt, aber nirgends Neigung verräth, massive Zellenanhäufungen zu bilden, so ist dies sicherlich ein belangreiches Moment, warum das Kleinhirn eine so ausgesprochene Neigung zur Furchen- und Windungenbildung verräth. Unter dieser Lage PURKINJE'scher Zellen findet man eine Körnerschicht. Obschon sie höchst wahrscheinlich nervöser Art ist, steht sie nicht in so direktem Verbande mit den massiven Leitungsbahnen, und überdies bleibt diese Schicht immer schmal und verräth nirgends größere Anhäufungen.

In der Großhirnrinde findet man solche ausschließliche Flächenausbreitungen nicht. Hier liegen die Zellen viele Lagen dick über einander und ein ziemlich großer Theil steht mit den Leitungsbahnen in direkter Verbindung. Man hat es hier, obschon die Flächenausbreitung



sehr ansehnlich ist, doch stets mehr mit Dickenwachsthum zu thun als im Kleinhirn, abgesehen natürlich von den dicken Massen grauer Substanz an der Basis des Großhirns.

Bei den höheren Säugethieren ist denn auch immer der Windungstypus des Kleinhirns weiter entwickelt als der des Großhirns; die Furchen sind regelmäßiger, mehr von einem Centrum ausgehend, und dabei viel feiner und schmäler, mit mehr sekundären und selbst tertiären Windungsformationen. Die Neigung zur Furchenbildung — die Folge von mehr ausgesprochenem Flächenwachsthum — zeigt sich beim Kleinhirn stärker, als es jemals beim Großhirn der Fall ist.

Ich kann nicht unterlassen, die Aufmerksamkeit noch auf den Nucleus olivaris und das Corpus dentatum cerebelli zu richten. Diese Ganglien gehören zu den intellektuellen Bahnen und Centren der Medulla oblongata und stehen als solche in ihrer Entwicklung mit der der Großhirnoberfläche im engsten Connex. Gut entwickelt kommen sie nur bei den Primaten und vielleicht bei den Wassersäugethieren vor, und man findet sie hier in einer Form, die unverkennbar an die Windungsbildung der Gehirnrinde erinnert. Wenn man sich beide Kerne frei präparirt denkt, so hat man eine gewundene und gerunzelte Oberfläche, was man als Adaption der Flächenausdehnung an den Inhalt der umliegenden Nervensubstanz betrachten muss.

Es muss dem Leser aufgefallen sein, dass ich mich bei der Erklärung des Entstehens der Hirnwindungen so ausschließlich auf vergleichend-anatomischem Gebiete bewegt und die Embryologie, in der gerade die unglücklichen Druck- und Zerrungstheorien so fruchtbaren Boden gefunden haben, bei Seite gelassen habe. Wenn man gegenwärtig ein embryologisches Buch<sup>1</sup> liest, hat man thatsächlich den Eindruck, als ob das arme Hirn zusammengedrückt und gestampft worden wäre.

Ich habe dies mit Absicht unterlassen, weil wir hier noch zu wenig wissen und sicherlich nicht den zehnten Theil von allem dem, was in den Lehrbüchern steht, erklären können. Gleichwohl sind einige Thatsachen zur Verfügung, die ich hier in Kürze resümiren will. Weil die Verhältnisse beim Kleinhirn die einfachsten sind, werde ich mit diesem beginnen.

Die Entwicklung der Kleinhirnwindungen beginnt verhältnismäßig früh, beim Menschen bereits im dritten Monat, und wohl zuerst am

<sup>1</sup> Das »Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere« von O. HERTWIG macht hiervon eine rühmliche Ausnahme.

Vermis cerebelli; dieser verräth schon Windungen, wenn die Hemisphären noch glatt sind. Vielleicht kann man diesen Umstand mit dem wahrscheinlichen Parallelismus des Wurms und der großen Stammganglien in Verbindung bringen, welche letzteren sich, wie bekannt, früher entwickeln als die Mantelsubstanz. Die Anatomie des ausgewachsenen Vogelhirns giebt dieser Hypothese noch mehr Wahrscheinlichkeit. Die Entwicklung der Furchen an den Kleinhirnhemisphären darf also als stärkere Ausdehnung der Oberfläche, in Folge der Entwicklung der Mantelsubstanz, aufgefasst werden.

Die Entwicklung der Großhirnwindungen bietet embryologisch eigenthümliche Schwierigkeiten. Hier muss man nämlich Zweierlei unterscheiden: die vergänglichen und die bleibenden Windungen. Schon im dritten Monat treten beim Menschen Falten auf, die jedoch bis auf drei fast alle wieder verschwinden; diese bleibenden sind: Sulcus hippocampi, S. parieto-occipitalis und S. calcarinus. Auffallend ist es, dass alle diese drei Sulci mit der Randwindung in Verbindung stehen. Im fünften und sechsten Monat ist die Manteloberfläche des Großhirns wieder glatt und von nun an beginnt erst die Bildung der bleibenden Windungen. In dieser Periode sind die Kleinhirnwindungen bereits voll entwickelt, auch an seinen Hemisphären. Weil wir mit der Bedeutung der primären, später wieder verschwindenden Windungsbildungen im Großhirn ganz unbekannt sind, lässt sich mit den embryologischen Thatsachen so wenig ausrichten. Hier kann man der Phantasie freies Spiel lassen, und sich unendlich viel Drückungen und Spannungen vorstellen, und dies um so bequemer, als Niemand sie wahrnehmen kann.

Jedoch ist das Eine sicher, dass das kleine Gehirn sich in einem frühen Zeitabschnitt und dauernd in Falten legt, dass hier auch die Furchenbildung leichter von statten zu gehen scheint und dass die Ontogenese der Windungen sich auf dieselbe Weise auffassen lässt, wie dies weiter oben aus vergleichend-anatomischen Gründen aus einander gesetzt worden ist.

Das Resultat des zweiten Theiles dieser vorläufigen Mittheilung ist in Kurzem folgendes:

1) *Das Entstehen von Windungen und Furchen im großen sowohl als im kleinen Hirn ist unabhängig vom Schädelwachsthum, unabhängig vom Verlauf der Blutgefäße, sowie überhaupt von Allem, was außerhalb des Hirns selbst liegt; die Windungen müssten entstehen, selbst wenn gar kein knöcherner Schädel vorhanden wäre.*

2) *Die Bildung von Windungen und Furchen ist einfach die*

*Folge der Neigung der an der Oberfläche befindlichen Lagen zur Flächenausdehnung und einer gegenseitigen Raumaccommodation der grauen Substanz und der weißen Leitungsbahnen. Am Kleinhirn sind diese Verhältnisse am deutlichsten zu demonstrieren.*

Wesshalb die graue Substanz, vor Allem bei den Säugethieren, diese Neigung zum Flächenwachsthum so stark verräth, ist unbekannt.

Es ist der Vortheil dieser Theorie — abgesehen von ihrer Einfachheit — dass sie die Entstehung der Windungen im großen, sowie im kleinen Hirn erklärt. Sie bringt beide Processe unter einen gemeinschaftlichen Gesichtspunkt, während die bisherigen Theorien sich fast ausschließlich mit dem Großhirn beschäftigt haben, ohne sich irgendwie auf das kleine Hirn anwenden zu lassen.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel IV.

Die Bahnen, welche von der Großhirnrinde ausgehen und nach dem Kleinhirn sich begeben, sind roth, die vom Kleinhirn nach dem Großhirn verlaufenden sind blau gezeichnet.

1. Rinde des Großhirns.
2. Stammganglien.
3. Thalamus opticus.
4. Nucleus ruber.
5. Ganglien des Pons Varoli.
6. Nucleus olivaris inferior.
7. Corpus dentatum cerebelli.
- 8, 9, 10. Centrifugale Bahn aus der Großhirnrinde durch die Capsula interna und den Pes pedunculi nach dem Pons Varoli.
11. Dorsale Fasern aus dem Pons Varoli nach der Kleinhirnrinde der entgegengesetzten Seite.
12. Ventrale Fasern aus dem Pons Varoli nach der Kleinhirnrinde der entgegengesetzten Seite. (Fig. 11 und 12 Brachium pontis.)
13. Centrifugale Bahn (aus dem Nucleus lentiformis?) nach dem Nucleus olivaris.
14. Pyramide.
15. Schleife.
16. Kleinhirnrinde.
17. Verbindungen zwischen Kleinhirnrinde und Nucleus dentatus cerebelli.
18. Pedunculi cerebelli ad cerebrum nebst ihrer Kreuzung und Verbindung mit dem Nucleus ruber.
19. Gekreuzte Verbindung des Nucleus olivaris mit dem Vermis cerebelli.
20. Faserausstrahlungen des Nucleus ruber nach dem Thalamus opticus.
21. Verbindung des Thalamus opticus mit der Großhirnrinde.

# Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern.

Von

Prof. F. Blochmann.

---

Mit Tafel V.

---

Die Beobachtungen, welche ich hier mit den nöthigen Abbildungen versehen vorlege, wurden schon im Sommer des vorigen Jahres kurz mitgetheilt<sup>1</sup>. Ich verschiebe diese ausführliche Darstellung nicht, wie ich ursprünglich beabsichtigte, so lange bis ich noch einige andere Objekte untersucht habe, weil man bei diesen Studien vielfach vom Material und günstigen Zufall so abhängig ist, dass man nicht mit Bestimmtheit einen Zeitpunkt annehmen kann, bis zu welchem die Arbeit den gewünschten Abschluss erreicht hat.

Ein weiterer Grund, die Ergebnisse jetzt schon vorzulegen, ist, dass PLATNER<sup>2</sup>, ganz unabhängig von mir und bei einem anderen Objekte, zu denselben Resultaten kam, die ich bei der Biene erlangte.

---

<sup>1</sup> Verhandlungen des naturh. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. IV. 2. Heft. 1888. pag. 1—3.

<sup>2</sup> G. PLATNER, Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von *Liparis dispar*. Biol. Centralblatt. Bd. VIII. 1888. Nr. 17. pag. 521—524. — Herr Dr. PLATNER hatte die große Freundlichkeit, mir eine Anzahl seiner Präparate von *Liparis* zur Ansicht zuzusenden. Diese sind ausgezeichnet. Ich kann nach ihnen seine Angaben hinsichtlich der Richtungskörperbildung in jeder Beziehung bestätigen. Gleichzeitig will ich bemerken, dass für Nachuntersuchungen *Liparis dispar* eben so wie *Bombyx mori*, *Pieris brassicae* und vielleicht noch andere Schmetterlinge ein vorzügliches Material sind, da die Kerne verhältnismäßig reich an Chromatin und die Kernplattenelemente in Folge davon ziemlich groß sind.

Ich habe schon in meinen früheren Mittheilungen über die Richtungskörper bei Insekten<sup>1</sup> darauf hingewiesen, dass es von Wichtigkeit wäre, die Zahl der Richtungskörper bei solchen Eiern festzustellen, welche, ohne befruchtet zu sein, regelmäßig zu männlichen Thieren sich entwickeln, denn überall da, wo für unbefruchtet sich entwickelnde Eier die Einzahl der Richtungskörper festgestellt wurde, handelte es sich um solche, aus welchen Weibchen hervorgehen.

Will man nun Eier untersuchen, die sich, ohne befruchtet zu sein, regelmäßig zu Männchen entwickeln, so bietet sich als erstes und in mancher Beziehung bequemstes Material die Honigbiene, bei welcher mit aller wünschenswerthen Sicherheit festgestellt ist, dass unbefruchtete Eier stets männlichen Thieren den Ursprung geben. Es ist ferner leicht, die unbefruchteten Eier auch von befruchteten Königinnen zu erhalten, da regelmäßig solche abgelegt werden. Gleichzeitig sind sie mit Sicherheit von den befruchteten zu unterscheiden, da sie in besondere Zellen, die sog. Drohnzellen, abgesetzt werden<sup>2</sup>. Auch in technischer Beziehung bieten die Bieneier nur geringe Schwierigkeiten, da die Eihüllen sehr zart sind. Gleichzeitig begann ich noch die Untersuchung der Eier von *Nematus ventricosus*, von welchem wir durch v. SIEBOLD's sorgfältige Untersuchungen wissen, dass aus den unbefruchteten Eiern, wenn vielleicht auch nicht ganz ohne Ausnahme, so doch in den allermeisten Fällen männliche Thiere entstehen. Ich konnte mir aber von dieser sonst gemeinen Blattwespe nur verhältnismäßig wenig Larven in der hiesigen Gegend verschaffen und von diesen gingen mir unglücklicherweise die meisten zu Grunde, so dass ich zu wenig Eier erhielt, um die Untersuchung durchführen zu können.

Noch mehr Hoffnung hatte ich auf die Untersuchung von *Chermes abietis* L. gesetzt, weil hier der Fall vorliegt, dass bei derselben Art aus unbefruchteten Eiern sowohl Männchen als

<sup>1</sup> Biol. Centralblatt. Bd. VII. pag. 108—111. Morph. Jahrb. Bd. XII. pag. 544—574.

<sup>2</sup> Ich ergreife die Gelegenheit, um Herrn RUTSCH in Heidelberg, einem eben so eifrigen als umsichtigen Bienenzüchter, meinen verbindlichsten Dank zu sagen. Derselbe stellte mir mit der größten Bereitwilligkeit seinen Bienenstand zur Verfügung und unterstützte mich durch seine große praktische Erfahrung. Eben so bin ich dem Vorstände des hiesigen Bienenzüchtervereins, Herrn Pfarrer RIEHM und Herrn Geometer TREIBER für Überlassung von Material zu Dank verpflichtet.

Weibchen entstehen können und weil gleichzeitig wirkliche Richtungskörper von dem Ei abgeschnürt werden, während bei den Hymenopteren — eben so wie bei Dipteren und Lepidopteren — wahrscheinlich allgemein die Abschnürung unterbleibt und nur die nöthigen Kerntheilungen stattfinden. Auch hier hatte ich leider keine wesentlichen Ergebnisse zu verzeichnen, da während der Entwicklungsperiode so kaltes und regnerisches Wetter war, dass ich das nöthige Material nicht erhalten konnte. Um mich für das nächste Frühjahr gegen solche Zufälle zu schützen, habe ich gelegentlich meiner Untersuchungen über den Entwicklungszyklus von *Chermes* Kulturen auf in Töpfe gepflanzten Bäumchen angelegt, so dass ich wohl mit ziemlicher Sicherheit darauf rechnen kann, im kommenden Frühjahr diese Fragen zu erledigen. Ich kann hier gleich anfügen, dass ich für unbefruchtete Eier von *Ch. strobilobius* Klth., aus welchen parthenogenetisirende Weibchen entstehen, die Abschnürung nur eines Richtungskörpers festgestellt habe.

Das Objekt meiner Untersuchungen, das Bienenei, ist zu bekannt, als dass ich hier viel über dasselbe zu sagen hätte. Nur Weniges zur leichteren Orientirung für das Nachfolgende soll bemerkt werden. Das hintere Ende, mit welchem es in der Zelle festgeklebt wird, ist etwas dünner als das Vorderende. Die eine Langseite ist schwach konkav — der Rückenseite des entstehenden Embryo entsprechend — die ihr gegenüber liegende ist konvex. An der konvexen Seite, ziemlich nahe am Vorderende, liegt der Eikern, welcher schon im reifen Ovarialei zur Spindel sich umgewandelt hat. In Folge ihrer Gestalt sind die Eier leicht zu orientiren. Die folgende Untersuchung wurde durchaus an sagittalen Längsschnitten angestellt.

Fig. 1 stellt einen solchen Schnitt durch ein frisch abgelegtes Ei dar. Die beiden Kernplattenhälften sind schon etwas aus einander getückt und zwischen denselben wird die Zellplatte sichtbar. In Fig. 2 ist die Theilung der Spindel noch weiter fortgeschritten; in diesem Präparate waren auch die achromatischen Spindelfasern etwas zu erkennen. Bei den meisten Präparaten ist davon wenig zu sehen (wohl in Folge der Präparation). Auch bei den früher von mir untersuchten Objekten waren dieselben meist nur recht unvollständig zu erkennen, mit Ausnahme von *Pieris brassicae*. Auch an den von PLATNER mir zugesandten Präparaten von *Liparis dispar* treten sie gut hervor.

In Fig. 3 ist die Theilung des Eikernes vollendet. Die äußere

Hälfte ist der erste Richtungskern, die innere wandelt sich zum zweiten Richtungsamphiaster um, wie Fig. 4 zeigt.

Zwischen den in Fig. 4 und 5 dargestellten Stadien ist eine kleine Lücke, in so fern das Theilungsstadium des zweiten Richtungsamphiasters, welches etwa den in Fig. 1 und 2 dargestellten des ersten entsprechen würde, fehlt. Es gelang mir nicht unter meinen Schnitten ein solches Stadium aufzufinden. Dies ist jedoch ohne Bedeutung, da die folgenden Stadien auch ohnedem leicht zu verstehen sind.

Fig. 5 zeigt das Resultat der vollendeten Theilung, nämlich den ♀ Pronucleus und den zweiten Richtungskern.

Der erste Richtungskern bleibt nun bei dem Bienenei, so weit meine Beobachtungen reichen, stets ungetheilt, wie dies auch sonst bei Insekten vorkommt (z. B. *Blatta germanica* und Aphiden). In anderen Fällen (*Musca vomitoria*, *Liparis dispar* nach PLATNER) theilt es sich regelmäßig in zwei Kerne. In allen Fällen, welche man bisher genauer untersucht hat, ergab sich weiter, dass der zweite Richtungskern ungetheilt blieb<sup>1</sup>. Bei *Apis* scheint aber doch recht häufig eine Theilung dieses zweiten Richtungskernes vorzukommen. In Fig. 5 und 6 lässt sich davon nichts erkennen, dagegen tritt dies in den den Figuren 7 und 8 zu Grunde liegenden Präparaten deutlich hervor. In Fig. 7 sehen wir an Stelle des zweiten Richtungskernes deutlich zwei getrennte Körnchengruppen, in Fig. 8 liegen dieselben noch näher zusammen und zwischen denselben ist eine Zellplatte angedeutet. Dass die Dreizahl der Körnchengruppen (Richtungskerne) nicht wie sonst durch eine Zweitheilung des ersten Richtungskernes zu Stande kommt, ist hier ganz sicher, da dieser stets direkt unter der Oberfläche des Eies und ziemlich weit von den beiden anderen Körnchengruppen getrennt liegt und da an ihm in keinem Präparat die Andeutung einer Theilung beobachtet werden konnte.

Der ♀ Pronucleus nimmt bald Bläschengestalt an und rückt nach der Eiachse zu, um sich hier alsbald in eine Spindel umzuwandeln und so durch weitere Theilungen den Kernen der Blastodermzellen den Ursprung zu geben. Die erste Theilung des ♀ Pronucleus ist in Fig. 11 I.A zu erkennen. Während der Pronucleus seine Wanderung nach innen vollzieht, gehen an den zwei resp.

<sup>1</sup> Bei der Korrektur kann ich hier noch anfügen, dass nach den Beobachtungen von M. NUSSBAUM (Zool. Anz. 1889. Nr. 301. pag. 122) auch bei *Pollicipes* gelegentlich eine Theilung des zweiten Richtungskörpers vorkommt.

drei Richtungskernen ähnliche Veränderungen vor, wie ich sie bei *Musca vomitoria* gefunden habe. Die Richtungskerne nehmen jedoch nicht wie dort Bläschenform an, sondern rücken, so wie sie sind, näher zusammen und werden von einer ziemlich großen Vacuole des oberflächlichen, von Dotter freien Plasmas umschlossen. In dieser Vacuole zerfallen sie in feine Chromatinkörnchen, welche dann durch den ganzen Hohlraum der Vacuole sich zerstreuen (Fig. 11). Die Vacuole (Richtungskernmasse) ist noch in den ersten Stadien der Blastodermbildung leicht nachzuweisen. Man darf wohl annehmen, dass ihr Inhalt, die Chromatinkörnchen, später aus dem Ei entfernt wird. Ich habe diesen Punkt nicht weiter verfolgt, da er für uns hier kein besonderes Interesse hat. In wenigen Präparaten habe ich auch gefunden, dass zwei getrennte solche Vacuolen existiren.

Im Anschluss an die unbefruchteten Drohneneier habe ich dieselben Vorgänge auch bei den befruchteten Eiern, die sich zu Arbeitern entwickeln, untersucht. Ich kann darüber sehr kurz sein. Denn die Theilungen des Eikernes verlaufen hier genau in derselben Weise, wie dies eben geschildert wurde; es entstehen so der erste Richtungskern, der sich, so weit meine Beobachtungen reichen, nicht mehr theilt, der zweite Richtungskern, welcher auch bei diesen befruchteten Eiern sich fast stets in zwei andere Körnchengruppen theilt (Fig. 13) und schließlich der ♀ Pronucleus, welcher, nach der Eiachse zuwandernd, mit einem eingedrungenen Sperma-kerne kopulirt. Auch hier habe ich z. Th. zwei Sperma-kerne im Ei beobachtet. In Fig. 12 und 13 ist dies der Fall; beide Spermatozoen zeigen in Fig. 12 den Kopf noch wenig verändert, in einen Streifen dotterfreies Plasma eingebettet.

Die Sperma-kerne nehmen bei längerem Verweilen im Ei die Gestalt von ziemlich großen hellen Blasen an, in welchen wenige Chromatinkörnchen suspendirt sind (Fig. 13). Auch der ♀ Pronucleus macht eine ähnliche Umwandlung durch und in diesem Zustande scheint dann der ♀ Pronucleus mit seinem Sperma-kerne zu verschmelzen (Fig. 13). Was aus dem oder den anderen sonst noch eingedrungenen Sperma-kernen wird, kann ich nicht angeben.

Das Ergebnis nun, dass die unbefruchteten sich entwickelnden Eier der Biene zwei Richtungskörper bilden, oder richtiger gesagt zwei Richtungskerne (durch zweimalige Theilung des Eikernes), wird durch die Resultate PLATNER's bei *Liparis dispar* in sehr erwünschter Weise bestätigt.



Wie schon erwähnt, habe ich die Bieneneier gewählt als Beispiel, wo unbefruchtete Eier sich regelmäßig zu männlichen Thieren entwickeln, weil alle vorher untersuchten Fälle von parthenogenetischen Eiern, in denen nur ein Richtungskörper gefunden wurde, solche waren, dass die Eier weiblichen Thieren den Ursprung gaben. Die bestehende Differenz in der Zahl ist auffallend. Ich bin jedoch weit entfernt davon, auf dieses Ergebnis jetzt schon irgend welche Theorie aufzubauen; denn gerade das Objekt PLATNER's mahnt zur Vorsicht, in so fern es wahrscheinlich ist, dass aus den von ihm zur Untersuchung benutzten unbefruchteten Eiern sowohl Männchen als Weibchen hervorgegangen wären. Denn dies scheint bei den meisten Schmetterlingen, bei welchen ausnahmsweise Parthenogenese beobachtet wird, der Fall zu sein. Jedenfalls kann *Liparis dispar* erst dann in dieser Frage für vollwerthig gelten, wenn durch eine größere Anzahl von Zuchtungsversuchen festgestellt sein wird, welches Geschlecht die aus unbefruchteten Eiern entstehenden Thiere haben. (Vgl. dazu GERSTÄCKER: Die Arthropoden in BRONN's Klassen und Ordnungen. Bd. V. pag. 166, wo nach den Beobachtungen von CARLIER erst die dritte parthenogenetisch erzeugte Generation von *Liparis dispar* nur aus Männchen bestand.)

So, wie die Verhältnisse bis jetzt liegen, kann man nicht ohne Weiteres sagen, dass Eier, welche unbefruchtet sich zu männlichen Thieren entwickeln, zwei Richtungskörper bilden, im Gegensatz zu denjenigen, aus denen Weibchen entstehen. Es könnte nämlich auch der Fall sein, dass solche Eier, die normal der Befruchtung bedürfen, aber gleichzeitig auch die Fähigkeit besitzen, sich bei ausbleibender Befruchtung parthenogenetisch zu entwickeln, stets zwei primäre Richtungskörper bilden, mag Befruchtung eintreten oder nicht, dass dagegen Eier, die regelmäßig nicht befruchtet werden, oder überhaupt nicht befruchtet werden können, nur einen Richtungskörper ausstoßen (Daphniden, Rotatorien, Aphiden), gleichgültig ob daraus ♂ oder ♀ entstehen<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Betreffs dieses Punktes kann ich hier noch vorläufig Folgendes hinzufügen. Schon im Sommer 1887 suchte ich nach *Nematus ventricosus*, konnte das Thier aber in der hiesigen Gegend nicht erhalten; dagegen fand ich auf Stachelbeeren (*Ribes grossularia* L.) die Larve einer anderen Blattwespe in größerer Zahl; ich bestimmte sie vorläufig als *Emphytus grossulariae* Klg. Von diesen zog ich eine größere Anzahl auf in der Hoffnung, dass aus den unbefruchteten Eiern sich vielleicht auch Männchen entwickeln würden.

Die definitive Entscheidung darüber, ob die Zahl der Richtungskörper bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern in irgend einem Zusammenhange mit dem Geschlechte des entstehenden Thieres steht, wird sich, wie oben schon angedeutet, am besten bei Chermes oder auch bei anderen Aphiden ergeben, weil hier aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern desselben Thieres theils Männchen, theils Weibchen hervorgehen.

Die Thatsache aber, dass bei manchen Thieren die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier regelmäßig zwei Richtungskörper bilden, ist in so fern von besonderer Wichtigkeit, als sie die Haltlosigkeit der von WEISMANN aufgestellten Theorie über die Bedeutung der Richtungskörper beweist. Es sind ja gegen dieselbe auch sonst schon verschiedene Einwände geltend gemacht worden, auf welche ich aber hier nicht näher eingehen will. Es wird dies besser erst dann geschehen, wenn das noch weiter nöthige Material an Thatsachen vorliegt.

Ich benutze die Gelegenheit, um mit wenigen Worten noch auf einige Schriften einzugehen, die mit dem behandelten Thema im Zusammenhang stehen.

Zuerst ist hier der Aufsatz von HENKING: Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung<sup>1</sup> zu erwähnen.

HENKING hat dabei hinsichtlich der Richtungskörperbildung im

Dies war jedoch nicht der Fall, sondern ich erhielt stets (aus ca. 60 Eiern von verschiedenen Müttern und zu verschiedenen Zeiten) nur Weibchen. Gleichzeitig fiel mir auf, dass aus ca. 30—40 im Freien gesammelten Larven nur ♀♀ entstanden. Dasselbe Resultat erhielt ich im vorigen Sommer mit Larven derselben Art von Jugenheim a. d. Bergstraße. Alle entwickelten sich zu ♀♀ und aus allen unbefruchteten Eiern entstanden ♀♀. Ein ♂ dieser Art ist mir bisher überhaupt noch nicht zu Gesicht gekommen.

Unter diesen Umständen unterließ ich damals eine eingehendere Untersuchung. Jetzt nahm ich das wenige Material, welches ich von diesen Eiern aufbewahrte, vor und ich glaube heute schon mit ziemlicher Sicherheit behaupten zu können, dass von diesen Eiern, welche sich, so weit bis jetzt bekannt, parthenogenetisch zu ♀♀ entwickeln, auch zwei primäre Richtungskörper gebildet werden. Ich gebe diese Mittheilung, des großen Interesses wegen, das die Frage besitzt, schon jetzt, jedoch mit dem ausdrücklichen Vorbehalt, sie im nächsten Frühjahr durch eingehendere Beobachtungen sicherzustellen. Sollten sich diese Beobachtungen bestätigen, so würde die zweite oben angedeutete Auffassung, dass nämlich normal befruchtungsbedürftige, fakultativ aber auch parthenogenetisch sich entwickelnde Eier stets zwei Richtungskörper bilden, bedeutend an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

<sup>1</sup> Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. XLVI. 1888. pag. 289—336.

Wesentlichen dieselben Dinge gesehen, wie ich sie bereits vorher beschrieben hatte. Er deutet jedoch die Untersuchungsergebnisse ganz anders, indem er von den drei an der Eioberfläche liegenden Richtungskernen zwei für Spermakerne, einen für den ♀ Pronucleus erklärt. Es wäre nicht schwer, Schritt für Schritt nachzuweisen, wie er dadurch zu einer falschen Auslegung kam, dass er den ganzen Vorgang der Richtungskörperbildung verkehrt auffasste, indem er das Endstadium für das erste hielt und umgekehrt. Ich kann dies jedoch unterlassen, da HENKING selbst inzwischen seinen Irrthum eingesehen und meine Erklärung der Vorgänge als die richtige anerkannt hat<sup>1</sup>. Trotzdem aber glaubt er auch in dem sich entwickelnden Fliegenei freie Kernbildung festgestellt zu haben. Ich bin aber der Überzeugung, dass HENKING durch weiter fortgesetzte Untersuchungen dazu kommen wird, auch diese Ansicht noch aufzugeben.

Weiter habe ich noch Einiges über WEISMANN's Schrift: »Das Zahlengesetz der Richtungskörper und seine Entdeckung« (Morph. Jahrb. Bd. XIV. 3. Heft. 1888) zu sagen. Es wird mir dabei allerdings nicht möglich sein, die bewunderungswerthe Kraft der WEISMANN'schen Ausdrucksweise zu erreichen; ich strebe aber auch nicht danach.

WEISMANN giebt zu, dass ich den Zahlenunterschied der Richtungskörper vor ihm betont habe, sagt aber, dies sei nur gelegentlich geschehen, über das Zahlengesetz hätte ich nicht »gearbeitet«. Das ist ganz richtig; ich war vorsichtiger und wollte nicht auf wenige Beobachtungen hin eine weitausschauende Theorie aufstellen, wie WEISMANN es gethan hat. Ich hatte damals schon die richtige Idee, dass unbedingt auch Eier zu untersuchen wären, welche sich, ohne befruchtet zu sein, zu männlichen Thieren entwickeln.

Der Erfolg hat mir Recht gegeben; hätte WEISMANN diese Untersuchung vorgenommen, oder auch nur an die Möglichkeit einer Verschiedenheit gedacht, so hätte er seine Theorie nicht zu schreiben brauchen.

WEISMANN sagt dann weiter, wenn ich unabhängig von ihm nicht nur eine erste Ahnung von der Möglichkeit des Zahlengesetzes gehabt, sondern dasselbe als meine Überzeugung hingestellt,

---

<sup>1</sup> HENKING, Über die Bildung von Richtungskörpern in den Eiern der Insekten und deren Schicksal. Nachr. der kgl. Ges. der Wissensch. zu Göttingen 1868. pag. 1–6.

mit neuen Beweisen gestützt hätte, so würde er mich als Mitentdecker anerkennen. Das habe ich nie verlangt und verlange es auch jetzt nicht. Ich habe nie die WEISMANN'sche Theorie für richtig gehalten und konnte natürlich auch das Zahlengesetz, wie es von WEISMANN fixirt wurde, d. h. mit Gültigkeit für alle parthenogenetisch sich entwickelnden Eier, nicht als meine Überzeugung hinstellen, da damals noch die Untersuchung von Eiern ausstand, welche sich unbefruchtet an männlichen Thieren entwickeln und das damals vorliegende Material nach meiner Ansicht überhaupt nicht zur Aufstellung einer Theorie berechnete. Was ich für mich verlangte, ist: zum ersten Mal öffentlich ausgesprochen zu haben, dass ein Unterschied in der Zahl der Richtungskörper bei befruchtungsbedürftigen und bei parthenogenetisch sich zu Weibchen entwickelnden Eiern besteht. Dass ich dabei WEISMANN's Angaben über die Daphnideneier zur Stütze meiner Beobachtungen benutzte, ist selbstverständlich. Ich habe sie benutzt wie jede andere in der Litteratur enthaltene Notiz. Wenn sie nicht vorgelegen hätten, so hätte ich jedenfalls genau dasselbe über meine Beobachtungen bemerkt, denn für mich standen sie und stehen sie heute noch fest genug auch ohne die WEISMANN'sche Bestätigung. Ich bin auch nicht der Ansicht, dass wie WEISMANN verlangt, um die Einzahl der Richtungskörper bei den Aphiden festzustellen, der Nachweis erforderlich ist:

»1) der Umwandlung des Keimbläschens zur ersten Richtungsspindel, 2) der Theilung derselben und Bildung eines ersten Richtungskörpers, und 3) der Umwandlung der centralen Hälfte dieser selben Richtungsspindel zum Furchungskern«.

Denn zweifelhaft über die Herkunft der Richtungskörper kann man nur sein, wenn zwei solche sich finden, da man dann allerdings ohne genaue Untersuchung nicht wissen kann, ob beide vom Ei ausgestoßen wurden, oder ob der eine ausgestoßene sich theilte. Findet sich dagegen außerhalb des Eies stets nur ein Richtungskörper, so wird wohl überhaupt keine andere Annahme übrig bleiben, als dass eben nur einer gebildet wird.

WEISMANN stellt die von ihm vorgenommenen Änderungen der Citate aus seinen und meinen Mittheilungen als irrelevant hin; ich überlasse die Beurtheilung dem Leser selbst.

Dagegen habe ich zu dem nachfolgenden Passus doch Einiges zu bemerken. WEISMANN sagt, dass ich seine Angabe, dass er absichtlich in seinen früheren Mittheilungen das Wichtigste verschwiegen habe, nicht traute, und fährt dann weiter fort: »Offenbar kann er

nicht fassen, wie man mit einer solchen Erkenntnis, wie das ‚Zahlen-gesetz der Richtungskörper‘ sie ist, jahrelang umhergehen kann, ohne sie von sich zu geben. Es ist indessen von jeher meine Art gewesen, die Ergebnisse meiner Arbeit so lange zurückzuhalten und mit mir umherzutragen, bis sie einen gewissen Zustand der Reife erlangt hatten.“

Ich begreife im Allgemeinen schon, dass man einen Gedanken ausreifen lassen kann, möchte mir aber nur die Frage erlauben, wie WEISMANN, wenn dies seine Art ist, dazu kam, die Idee von der partiellen Befruchtung in die Welt zu setzen, um sie wenige Wochen später selbst wieder zurückzunehmen. Das war doch sicher kein ausgereifter Gedanke<sup>1</sup>!

WEISMANN ist empört darüber, dass ich die STUHLMANN'sche Arbeit mit seinen Untersuchungen in Zusammenhang gebracht und daraus geschlossen habe, dass seine Ansichten über das allgemeine Vorkommen der zwei Richtungskörper zu jener Zeit noch nicht besonders gefestigt gewesen sein könnten. Er schiebt die ganze Verantwortlichkeit für diese Arbeit Herrn STUHLMANN zu.

Ich glaube aber, dass der Lehrer für die Erstlingsarbeit eines Schülers doch jedenfalls so weit verantwortlich ist, dass er nicht eine Arbeit publiciren lässt, welche er seiner festen Überzeugung nach im wesentlichsten Punkte als eine verfehlte bezeichnen muss. Es ist darum auch vollständig unnötig, dass WEISMANN eine ganze Reihe von Zeugen aufführt, die ihm bestätigen sollen, dass er schon zu jener Zeit in voller Ansarbeitung seiner Richtungskörpertheorie gewesen sei. Ich konnte mich bei meinen Erörterungen nur an das gedruckt vorliegende Material halten; was im Freiburger zoologischen Institut mündlich verhandelt wurde, konnte und brauchte ich nicht zu wissen.

WEISMANN hat dann zum Schlusse seiner Erörterung noch an dem Tone, in welchem ich die Arbeiten anderer, besonders jüngerer Forscher, kritisiert habe, Verschiedenes auszusetzen. Die Arbeiten, die er dabei wohl hauptsächlich im Auge hat, sind die schon erwähnte Untersuchung STUHLMANN's und die Arbeit HENKING's über das Phalangidenei. Ich habe diese Arbeiten schärfer kritisiert, weil sie auf an ungünstigem Material angestellte und nachweisbar ungenaue

---

<sup>1</sup> WEISMANN und ISCHIKAWA, Über partielle Befruchtung. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. IV. 1. Heft. pag. 51–53. Nachtrag. Ebenda. 2. Heft. pag. 1–4 und Biol. Centralbl. 1888. Bd. VIII. pag. 430–436.

Beobachtungen oder offenbar unrichtige Deutung des Beobachteten sich gründend, Behauptungen aufstellten, die mit den sonst allgemein geltenden, wohlbegründeten Ansichten in Widerspruch stehen. Es war dabei viel weniger das mangelhafte Untersuchungsergebnis, was mich zu einer schärferen Kritik bestimmte, als die Präension, mit welcher diese ungentügenden Resultate, besonders in der HENKING'schen Arbeit, als absolut einwurfsfrei hingestellt wurden.

Ich habe damit gesagt, was ich zu den Ausführungen WEIS-MANN's noch bemerken zu müssen glaubte und betrachte damit die polemische Seite der Angelegenheit für mich als erledigt. Ich bin auch jetzt noch der Ansicht, dass es besser ist, die Untersuchung nach allen Seiten hin auszudehnen und dann erst zur Konstruktion einer Theorie zu schreiten, statt auf eine beschränkte Anzahl von Thatsachen hin eine umfassende Spekulation zu gründen, die sich nur zu bald als nicht haltbar erweist, da sie mit den Ergebnissen der Beobachtung in Widerspruch kommt.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel V.

Sämmtliche Abbildungen sind nach auf dem Objektträger mit Boraxkarmin gefärbten, in sagittaler Richtung geführten Paraffinschnitten gezeichnet. Zur Untersuchung wurde benutzt ZEISS Apochr. hom. Imm. 2,0 mm Oc. Nr. 4 und 8. Vergrößerung der Abbildungen  $400\times$ .

### Bezeichnungen.

$A_1$ erster Richtungsamphiaster,	$Rn$ Richtungskernmasse,
$A_2$ zweiter Richtungsamphiaster,	$\varrho_{prn}$ $\varrho$ Pronucleus,
$Rn_1$ erster Richtungskern,	$sp$ Spermakern.
$Rn_2$ zweiter Richtungskern,	

$c$  bedeutet, dass die Figur aus zwei oder mehreren auf einander folgenden Schnitten kombinirt ist.

Fig. 1—11 beziehen sich auf unbefruchtete (Drohnen-) Eier.

Fig. 1, 2, 3. Drei verschiedene Theilungszustände des ersten Richtungsamphiasters; in Fig. 1 und 2 die Zellplatte deutlich.

Fig. 4. Umwandlung der inneren Hälfte des ersten Richtungsamphiasters zum zweiten Richtungsamphiaster.  $c$ .

- Fig. 5 und 6. Aus der Theilung des zweiten Richtungsamphiaster ist der zweite Richtungskern und der ♀ Pronucleus entstanden. (Fig. 5. c.)
- Fig. 7. Der ♀ Pronucleus hat schon Bläschengestalt angenommen und ist etwas weiter nach dem Eiinneren zu gerückt. Der zweite Richtungskern in Theilung.
- Fig. 8. Ein ähnliches Stadium. In der aus dem zweiten Richtungskern entstandenen Spindel ist eine Andeutung der Zellplatte zu bemerken. c.
- Fig. 9 und 10. Ähnliche Stadien. c.
- Fig. 11. Die Richtungskerne sind zur Richtungskernmasse zusammengetreten. Diese ist eine helle, im dotterfreien Randplasma gelegene Vacuole, in welcher die Chromatinkörnchen als feine Wolke suspendirt sind. Im Centrum des Eies der erste Amphiaster des Eikernes. c.
- Fig. 12 und 13 befruchtete (Arbeiter-) Eier.
- Fig. 12. Ein Ei, das den fast vollständig getheilten ersten Richtungsamphiaster und zwei eingedrungene Spermatozoen zeigt. c.
- Fig. 13. Ein etwas älteres Ei, bei welchem sich der Richtungskern II getheilt hat und in welchem der stark angeschwollene ♀ Pronucleus im Begriff ist, mit einem ebensolchen Spermakern zu kopuliren. *sp*<sub>2</sub> ein anderer Spermakern. c.
-

# Untersuchungen über die Entwicklung des Beckengürtels bei einigen Säugethieren.

Von

**Dr. Ernst Mehnert**

in Dorpat.

---

Mit Tafel VI.

---

In einer vor zwei Jahren veröffentlichten Arbeit<sup>1</sup> schilderte ich die erste Anlage und den Entwicklungsmodus des Os pelvis der Vögel. Die Resultate dieser an Embryonen verschiedener Vogelarten ausgeführten Untersuchung ermöglichten es, die Zusammensetzung des Beckengürtels der Vögel und seine Beziehungen zum Reptilienbeckengürtel festzustellen. Überraschend war die Beobachtung, dass das Os pelvis sämtlicher untersuchten wild lebenden Vögel in einem Stadium, in welchem man zuerst Knorpelgewebe erkennen kann, drei völlig gesonderte Knorpel unterscheiden ließ, weil gleiche Verhältnisse bei der ersten Anlage des Beckengürtels der Amphibien<sup>2</sup>, Reptilien<sup>2</sup> und Säugethiere<sup>3</sup> noch nicht beobachtet worden waren. Zudem widersprach dieser abweichende Befund direkt den Vorstellungen, die man sich von der primitivsten Form des Beckengürtels der Wirbelthiere gebildet hatte, da im Hinblick auf gewisse vergleichend-anatomische Verhältnisse die Ansicht begründet schien, dass der Beckengürtel sämtlicher höheren Wirbelthiere von einer einheitlichen Knorpelspange abzuleiten sei.

---

<sup>1</sup> Untersuchungen über die Entwicklung des Os pelvis der Vögel. Morph. Jahrb. Bd. XIII. pag. 259.

<sup>2</sup> ALEX. BUNGE, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien und Vögel. Dorpat. Inauguraldiss. 1880.

<sup>3</sup> EMIL ROSENBERG citirt von GEGENBAUR. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876 pag. 238 und ALEX. BUNGE. Diss. pag. 7.



Um diese verwickelten Verhältnisse zu klären, unternahm ich vorliegende Untersuchung. Ich wählte als Untersuchungsobjekt die Säugethiere, denn nur von ihnen allein konnte ich voraussetzen, dass sie mit den Vögeln in keinem direkten genealogischen Verhältnisse stehen. Es war a priori zu erwarten, dass bei solchen Wirbelthieren auch die erste Anlage des Beckengürtels und auch der Entwicklungsmodus dieses Skelettheiles Verschiedenheiten aufweisen würden von dem bei Vögeln erkannten Verhalten.

Der Beckengürtel der ausgewachsenen Säugethiere besteht — falls man von Cetaceen, einigen Edentaten und Monotremen absieht — aus einer einheitlichen, der Fläche nach gekrümmten Knochenplatte, welche an der Grenze zwischen ihrem dorsalen und ventralen Abschnitte eine Einschnürung zeigt, so dass eine sanduhrförmige Gestalt resultirt. Der ventrale Abschnitt zeigt eine ovale Öffnung (Foramen ovale seu obturatorium).

An dem Hüftbeine jugendlicher Säugethiere lassen sich jedoch auf Grund der Ossifikationsvorgänge drei gesonderte Theile unterscheiden, welche von sämmtlichen Forschern als Ilium, Ischium und Pubis bezeichnet und homolog gesetzt werden den betreffenden Abschnitten in dem Beckengürtel der übrigen höheren Wirbelthiere. Die Zusammensetzung aus drei gesonderten knöchernen Theilen, welche erst im Laufe der individuellen Entwicklung mit einander zu einem einheitlichen Skelettheile verwachsen, galt schon seit langer Zeit als charakteristisch für das Hüftbein der Säugethiere. Daher bezeichneten die ältesten deutschen Wundärzte das Hüftbein des Menschen als »Dreybein«.

Eine neue Auffassung der Zusammensetzung des Beckengürtels und der relativen Bedeutung seiner knöchernen Komponenten machte sich geltend seit einer epochemachenden Entdeckung von EMIL ROSENBERG<sup>1</sup>. Dieser Forscher entdeckte, dass bei menschlichen Embryonen der Abschnitt, welcher beim ausgewachsenen Menschen als Pubis bezeichnet wird, eine selbständige Anlage besitzt, während in diesem Stadium das Ilium und das Ischium zusammenhängend angetroffen werden. Dieser Befund berechtigte zu der Auffassung, dass der Beckengürtel der Säugethiere ursprünglich sich nicht aus drei Bestandtheilen zusammensetzt, wie bisher auf Grund der Ossifikation angenommen wurde, sondern nur aus zwei, einem Schambeintheil und einem Darmbeinsitzbeintheil.

<sup>1</sup> Morph. Jahrb. Bd. II. pag. 238. Dessgleichen ALEXANDER BUNGE, Diss. pag. 7.

Eine andere Eigenthümlichkeit des Pubis gegenüber dem Ilium und Ischium wurde von GEGENBAUR nachgewiesen. GEGENBAUR<sup>1</sup> fand, dass bei einigen Säugethieren das Pubis sich nur in geringem Grade an der Bildung des Acetabulum theilnimmt, bei anderen sogar völlig von der Pfanne des Hüftgelenkes ausgeschlossen ist.

Im Hinblick auf diese Befunde stellte GEGENBAUR<sup>2</sup> die Hypothese auf: »dass der eigentliche Beckengürtel ursprünglich nur durch das Darmbein und Sitzbein, oder vielmehr durch ein später mit der Verknöcherung in diese beiden Stücke sich sonderndes Knorpelstück gebildet wird. Das Schambein wäre dann ein erst mit dem primären Hüftbein sich sekundär verbindendes Stück, welches bei Amphibien noch gar nicht nachgewiesen ist, unter den Reptilien bei Crocodylinen die primärsten Beziehungen zum Beckengürtel besitzt«.

In derselben Mittheilung hebt GEGENBAUR<sup>3</sup> hervor, dass »die Phylogenie des Schambeins nicht einfach durch einen Sonderungsvorgang aus einem indifferenten Schamsitzbein nachweisbar ist«.

Eine weitere Bestätigung der von GEGENBAUR ausgesprochenen Hypothese ergaben die Untersuchungen von ALEXANDER BUNGE. BUNGE<sup>4</sup> fand, dass bei der ersten Anlage des Os pelvis des Hühnchens nur das Pubis sich selbständig anlegt. Somit ergab sich beim Hühnerembryo eine Übereinstimmung mit den Verhältnissen, wie sie ROSENBERG bei menschlichen Embryonen schon früher beobachtet hatte.

Obgleich es somit als bewiesen angesehen werden musste, dass dem Beckengürtel der Säugethiere zum mindesten zwei ursprünglich von einander getrennte, morphologisch differente Stücke zu Grunde liegen, suchte HUXLEY, mit Hintansetzung dieser embryologischen Ergebnisse, nur gestützt auf die Untersuchung ausgewachsener Formen, das Hüftbein der Säugethiere in direkte genetische Beziehung zu bringen mit einer solchen Form des Beckengürtels, wie sie bei jetzt lebenden Amphibien als ein einheitlicher, in seinem ventralen Abschnitte plattenförmiger Skelettheil vorliegt. HUXLEY<sup>5</sup> fasst das

<sup>1</sup> GEGENBAUR, Über den Ausschluss des Schambeins von der Pfanne des Hüftgelenkes. Morph. Jahrb. Bd. II. pag. 229.

<sup>2</sup> Ebendasselbst. pag. 238.

<sup>3</sup> Ebendasselbst. pag. 237.

<sup>4</sup> BUNGE, Diss. pag. 46.

<sup>5</sup> T. HUXLEY, On the Characters of the Pelvis in the Mammalia, and the Conclusions respecting the Origin of Mammals which may be based on them. By Professor HUXLEY. Proceedings of the royal society of London. Vol. XXVIII. From November 21, 1878 to April 24, 1879.

Ergebnis seiner Untersuchung in folgenden Worten zusammen: »These facts appear to me to point to the conclusion that the Mammalia have been connected with the Amphibia by some unknown promammalian group, and not by any of the known forms of Sauropsida.« HUXLEY bezeichnet eine Form des Beckengürtels, wie sie bei Salamandra vorliegt, als Urform des Beckengürtels sämtlicher höheren Wirbelthiere. Die betreffende Stelle lautet<sup>1</sup>: »It seems to me that, in such a pelvis as that of Salamandra, we have an adequate representation of the type from which all the different modifications which we find in the higher Vertebrata may have taken their origin.« Wie man sich diesen genealogischen Entwicklungsgang vor sich gegangen denken muss, giebt HUXLEY nicht an. Jedoch finden wir diesen Gedanken weiter ausgeführt in der Dissertation von ALEX. BUNGE.

BUNGE suchte in dieser, auf Veranlassung E. ROSENBERG's angefertigten Schrift eine zuerst von GEGENBAUR<sup>2</sup> angedeutete, aber in der Folge von GEGENBAUR selbst wieder verlassene Hypothese<sup>3</sup>, wie man sich die Phylogenie des Beckengürtels der Wirbelthiere vorstellen muss, von Neuem zu begründen. BUNGE nahm an, dass ein einheitliches Pubo-ischium, wie es jetzt bei lebenden Amphibien vorliegt, eine Fensterung erfahren habe, welche neben dem Foramen obturatorium begann<sup>4</sup>. »Vergrößert sich nun das Fenster nach der medialen Seite hin und durchbricht den Rand, so haben wir ein Becken<sup>5</sup>, wie es die Saurier besitzen; nimmt es vorher das Foramen obturatorium in sich auf, ohne den medialen Rand zu durchbrechen, so ist das Becken der Landschildkröten hergestellt; erreicht und durchbricht es hierauf auch den medialen Rand, so erhalten wir die Verhältnisse, die uns das Becken der Seeschildkröten darbietet.« Bei dieser Herleitung des Beckengürtels der höheren Wirbelthiere von einer ungefensterten Grundform thut BUNGE des Säugethierhüftbeines keine Erwähnung. Da jedoch der ventrale Abschnitt des Beckengürtels der Säugethiere und Landschildkröten im Princip übereinstimmende Verhältnisse darbietet, so ist es nur gestattet, falls

<sup>1</sup> Ebendasselbst. pag. 403.

<sup>2</sup> GEGENBAUR, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. pag. 236, 237.

<sup>3</sup> GEGENBAUR, Über den Ausschluss des Schambeins. Morph. Jahrbuch. Bd. II. pag. 237.

<sup>4</sup> BUNGE, Diss. pag. 35, 36.

<sup>5</sup> An dieser Stelle spricht BUNGE wiederholt vom »Becken«, meint jedoch — wie aus dem Zusammenhange hervorgeht — stets den Beckengürtel.

man sich auf den Standpunkt der BUNGE'schen Fensterungstheorie stellt, anzunehmen, dass der ventrale Abschnitt des Beckengürtels der Säugethiere durch denselben Fensterungsmodus aus einem einheitlichen Pubo-ischium hervorgegangen ist, wie dieses BUNGE für die Landschildkröten vermuthet.

Auf Grund dieser Fensterungshypothese war es voranzusetzen, dass bei Säugethierembryonen in dem ventralen Abschnitte des Beckengürtels Anfangs nur eine relativ kleine Öffnung zur Beobachtung gelangen werde, welche im Laufe der embryonalen Entwicklung eine Größenzunahme erfährt. Als entscheidend musste das Verhalten des N. obturatorius angesehen werden. Da bei ausgewachsenen Säugethieren der Nervus obturatorius dem Pubis dicht anliegt und in einer tiefen halbkanalartigen Furche desselben verläuft (Sulcus obturatorius), bei niederen Wirbelthieren (Amphibien und Reptilien) jedoch allseitig vom Pubis umschlossen ist, so war voranzusetzen, dass bei jüngeren Säugethierembryonen der Nervus obturatorius noch vom Knorpel des Pubis allseitig umschlossen sei und erst im Laufe der späteren Entwicklung durch ein Fortschreiten der Fensterung frei werde.

Ich untersuchte Embryonen von Schafen, Katzen und Kaninchen. In Betreff der bei der Bearbeitung dieses Materials eingehaltenen Technik verweise ich auf meine frühere Mittheilung. Jeden Embryo zerlegte ich, wie ich dieses schon bei Vogelembryonen gethät hatte, in zwei kontinuierliche Schnittserien. Aus der einen Körperhälfte fertigte ich Sagittalschnitte an, aus der anderen Körperhälfte Querschnitte senkrecht zur Verlaufsrichtung der Chorda. Die Schnittdicke betrug durchschnittlich  $\frac{1}{40}$  mm, weil die Erfahrung mich gelehrt hatte, dass bei dieser Schnittdicke die Kontouren der ersten Anlage des Beckengürtels am deutlichsten hervortreten. Einzelne Embryonen wurden in kontinuierliche Schnittserien von  $\frac{1}{60}$  mm zerlegt, um die histologischen Verhältnisse sicherer beurtheilen zu können.

Bei der beträchtlichen Ausdehnung der zu untersuchenden Region war es unmöglich, in einem Schnitte ein hinlänglich übersichtliches Bild zu erhalten. Um die Kombination der zahlreichen Schnitte einer Serie objektiv zu sichern, skizzierte ich einen jeden Schnitt einzeln vermittlels einer ABBE'schen Camera lucida mit großem Spiegel, wobei ich jedoch nicht nur den Beckengürtel berücksichtigte, sondern auch die Leibeskontouren und die Kontouren sämtlicher in

dem Gesichtsfelde befindlicher Organe sorgfältig zeichnete. Die Schnitte einer jeden Serie kombinierte ich vermittlels Durchpausung und gelangte auf diese Weise zu einem Kontourbilde des ganzen Beckengürtels. Um die sehr verschiedenen Grade der histologischen Differenzierung, die die einzelnen Theile des Beckengürtels zeigten, auch in den Kombinationsbildern zur Anschauung zu bringen, entschloss ich mich, die beobachteten Gewebsarten in die Kontourzeichnungen einzutragen, da diese allein mir die Verhältnisse nicht genügend klar zu legen schienen.

Auf diese Weise bildete ich Fig. 6—12 und Fig. 14.

### Mittheilung der Untersuchungsergebnisse.

Bei einem Schafsembryo von 14 mm Körperlänge lässt sich in jeder Körperhälfte in der Region zwischen den Nerv. cruralis, obturatorius, ischiadicus ein aus dicht an einander gefügten Zellen gebildetes sternförmiges Zelllager nachweisen, welches, lateral mit dem in diesem Stadium schon knorpeligen Femur im Zusammenhange stehend, sich relativ scharf von der mehr lockeren Umgebung abgrenzt. Man kann an diesem Zelllager drei Ausläufer unterscheiden, von denen der eine dorsalwärts, die beiden anderen ventralwärts gerichtet sind. In diesen Ausläufern stehen die Zellen dichter als in der centralen Partie, welche mit dem Femur zusammenhängt. Der dorsale leicht plattenförmige Fortsatz (zwischen dem N. cruralis und N. ischiadicus) geht, allmählich sich verbreitend, ohne scharfe Grenze in das umgebende Gewebe über. Der ventrale und craniale Fortsatz (zwischen N. cruralis und N. obturatorius) hat die Gestalt eines zarten, leicht gebogenen Stabes. Der ventrale und caudale, gleichfalls stabförmige Ausläufer (zwischen dem N. obturatorius und N. ischiadicus) ist plumper als der vorher erwähnte; sein freies Ende lässt sich nicht scharf von dem umgebenden Gewebe abgrenzen. Knorpelintercellularsubstanz lässt sich in diesem Zelllager an keiner Stelle zur Wahrnehmung bringen.

Der N. obturatorius ist von den dicht stehenden Zellen nicht umschlossen, liegt vielmehr völlig frei in dem lockeren Gewebe, welches zwischen den beiden ventralen Ausläufern gelagert ist.

Völlig übereinstimmende Verhältnisse beobachtete ich bei einem Katzenembryo von 11 mm Kl. (Körperlänge).

Bei einem älteren Schafsembryo (Kl. 15,5 mm) sind die Kontouren des dicht gefügten Zelllagers schärfer geworden. In den drei

oben erwähnten Ausläufern lassen sich Spuren von Knorpelintercellularsubstanz zur Wahrnehmung bringen.

Auch in diesem Stadium ist der N. obturatorius völlig frei, nicht von dicht stehenden Zellen umschlossen.

In Fig. 6 liegt der Beckengürtel von einem etwas älteren Schafsembryo vor (Kl. 16 mm). Es treten uns drei gesonderte Knorpelstücke entgegen, welche in der Gegend des späteren Acetabulum durch breite Zonen eines kleinzelligen Gewebes von einander getrennt sind. Wegen der Lagerung zwischen den N. cruralis, obturatorius und ischiadicus sind diese Knorpelstücke als Ilium, Ischium und Pubis zu deuten. Der dorsale Abschnitt des Ilium ist fächerförmig verbreitert. In seinem ventralen Theile lassen sich zwei Fortsätze erkennen, welche Acetabularfortsätzen — wie die weitere Entwicklung lehrt — entsprechen und von denen der craniale als Processus ilei acetabularis pubicus, der caudale als Processus ilei acetabularis ischiadicus bezeichnet werden muss. Das Pubis ist stark gebogen<sup>1</sup>. Das Ischium zeigt an seinem ventralen Ende einen Fortsatz (*R.un.isch*), welcher dem Pubis zugekehrt ist. Die ventralen Enden des Pubis und des Ischium sind mit einander noch nicht verbunden, sondern durch eine breite Zone von lockerem Gewebe von einander getrennt.

Im Princip dieselben Verhältnisse liegen bei einem Katzenembryo vor (12 mm Kl., Fig. 12 C.b). Am ventralen Abschnitte des Ilium vermisst man jedoch selbst Andeutungen von Processus acetabulares. Die Krümmung des Pubis (*Pub*) ist geringer wie beim oben beschriebenen Schafsembryo (Fig. 6). Der vom ventralen Ende des Ischium (*Isch*) ausgehende Fortsatz (*R.un.isch*) ist nur sehr wenig entwickelt.

Zunächst werde ich nur die weiteren Entwicklungsvorgänge in der Acetabularregion ins Auge fassen. Vergleicht man die Acetabularregion eines Schafsembryo von 16 mm Kl. (Fig. 6) mit der Acetabularregion eines Schafsembryo von 17 mm (Fig. 7), so findet man, dass der Processus ilei acetabularis pubicus und der Processus ilei acetabularis ischiadicus an Größe zugenommen haben. Während

---

<sup>1</sup> Bei diesem Schafsembryo (Fig. 6) kann man beobachten, dass das Pubis in seiner histologischen Differenzirung um ein Geringes hinter dem Ischium und Ilium zurückgeblieben ist. Gleiche Befunde liegen auch für Katzenembryonen vor. Dieses Verhalten scheint nicht nur den Säugethierembryonen zuzukommen, denn Gleiches habe ich auch bei Hühnerembryonen gesehen. Bei wild lebenden Vögeln fiel mir dieses nicht auf.

jedoch der Processus ilei acetabularis pubicus und der dorsale Abschnitt des Pubis noch relativ weit von einander entfernt sind, ist zwischen dem Processus ilei acetabularis ischiadicus und dem unterdessen aufgetretenen Processus ischii acetabularis iliacus nur eine schmale Zone eines kleinzelligen Gewebes nachzuweisen (Fig. 1 Schnitt aus der Acetabularregion desselben Schafsembryo). Von der medialen Partie des Processus ischii acetabularis iliacus geht eine dünne Knorpelplatte aus, welche den ventralen Theil des Bodens des Acetabulum zu bilden bestimmt ist. Ich nenne diese Platte »Acetabularbodenplatte des Ischium« (*Act. bd. plt. isch.*).

Bei einem älteren Schafsembryo (Fig. 8) ist das Pubis vom Ilium noch völlig getrennt; Ischium und Ilium sind jedoch unter einander verschmolzen. In vielen Schnitten ist zwischen den Acetabularfortsätzen der letzteren noch eine auf dem Schnitt keilförmige Zone von Bindegewebe nachzuweisen (Fig. 2). Zwischen den beiden Acetabularfortsätzen des Ilium breitet sich gleichfalls eine dünne Acetabularbodenplatte aus, welche mit der in diesem Stadium schon stark entwickelten Acetabularbodenplatte des Ischium verschmolzen ist.

Nahezu dieselben Verhältnisse treten bei einem Schafsembryo von 18 mm Kl. entgegen (Fig. 9). Ilium und Ischium sind völlig mit einander verschmolzen; zwischen ihnen vermisst man jede Andeutung einer früheren Trennung (Fig. 3), während das Pubis und Ilium einander zwar sehr genähert, jedoch noch völlig von einander getrennt sind. Die Entwicklung der Acetabularbodenplatte hat Fortschritte gemacht. Nur ein kleiner Abschnitt des Acetabularbodens ist noch nicht von Knorpelgewebe gebildet.

In der Acetabularregion eines Schafsembryo von 20 mm Kl. (Fig. 4 und 10) sind Ilium, Ischium und Pubis unter einander verbunden. Zwischen dem Ilium und dem Pubis verräth nur eine schmale Zone, in welcher das Knorpelgewebe intercellularsubstanzärmer ist als in den übrigen Partien des Beckengürtels, die Stelle, an welcher die Verschmelzung des Ilium und Pubis stattgefunden hat (*Tr.sp* Fig. 4 und 10). Der Boden des Acetabulum ist bis auf ein kleines Segment völlig von Knorpelgewebe eingenommen.

In früheren Stadien sind die knorpeligen Hüftbeine beider Körperhälften von einander getrennt. Erst bei einem Schafsembryo von 20 mm Kl. gelangen die Schambeine unter einander in Berührung und bilden in der Mittellinie eine Symphyse.

Bemerkenswerth ist, dass das Ischium dem Pubis keinen Acetabularfortsatz entgegensendet, wie solches bei Vögeln geschieht. (Das

Ischium tritt bei Säugethieren mit dem Pubis nur durch seine Acetabularbodenplatte in Verbindung.) Somit ist schon bei Säugethierembryonen zwischen Ischium und Pubis (beim Kaninchen zwischen Ischium und dem cranialen Acetabularfortsatze des Ilium) eine bis auf den Acetabularboden gehende Lücke in der Umrandung des Acetabulum vorhanden, welche am knöchernen Hüftbeine ausgewachsener Säugethiere als *Incisura acetabuli* entgegentritt.

Jetzt wende ich mich zu der Besprechung der Veränderungen, welche die ventralen Enden des Pubis und des Ischium im Laufe der ontogenetischen Entwicklung erfahren. Bei einem Schafsembryo von 16 mm Kl. (Fig. 6), bei einem Katzenembryo von 12 mm Kl. (Fig. 12), bei einem Kaninchenembryo von 13 mm Kl. (Fig. 11) sind die ventralen Enden des Pubis und des Ischium noch weit von einander getrennt.

Während bei dem Kaninchenembryo das Ischium an seinem ventralen Ende noch keine Andeutung irgend eines Fortsatzes zeigt, obgleich Ilium und Ischium schon mit einander verbunden angetroffen werden, findet man beim Katzenembryo an dem ventralen Ende des Ischium einen geringen, an dem ventralen Ende des Ischium beim Schafsembryo einen stärker entwickelten Fortsatz, welcher dem freien Ende des Pubis zugekehrt ist (*R.un.isch* Fig. 6 und 12).

In einem späteren Stadium (Fig. 7) erkennt man, dass dieser Fortsatz des Ischium größer geworden. Zwischen dem ventralen Ende des Pubis und dem Fortsatze des Ischium findet sich eine kleinzellige, aus indifferenten Zellen bestehende schmale Gewebsbrücke (*Tr*). Die weiteren histologischen Entwicklungen dieses Theiles des Beckengürtels erkennt man durch Vergleichung der Fig. 6—10. Somit kommt der ventrale Schluss des »Foramen obturatorium« bei dem Säugethiere zu Stande durch einen Fortsatz des Ischium, welcher sich mit dem ventralen Ende des Pubis in Verbindung setzt. Dieser Fortsatz des Ischium entspricht beim ausgewachsenen Säugethiere dem »Ramus inferior ischii«. Da jedoch dieser Theil des Ischium keineswegs gleichwerthig ist dem eigentlichen Ischium (*Ramus superior ischii*), welches schon bei der ersten Anlage gegeben ist, sondern vielmehr sekundär im Laufe der embryonalen Entwicklung auftritt und den Raum zwischen Pubis und Ischium überbrückt, so bezeichne ich diesen Theil des Ischium als *Ramus uniens ischii*.

Man könnte die Vermuthung aussprechen, dass auch der *Ramus inferior Pubis* ein *Ramus uniens* des Pubis sei. Jedoch zeigt die Untersuchung selbst in den frühesten Stadien, in denen noch keine



Knorpelintercellularsubstanz unterschieden werden kann (Schafsembryo 14 mm Kl., Katzenembryo 11 mm Kl.), dass uns stets das Pubis als leicht gebogener Stab entgegentritt. Ein eigentlicher Ramus superior und Ramus inferior des Pubis entsteht erst durch Krümmung des primären Pubisstabes<sup>1</sup>. Diese Krümmung des Pubis tritt bei verschiedenen Säugethieren verschieden spät ein. Bei einem Kaninchenembryo zeigt das Pubis noch keine Andeutung einer solchen Krümmung in einem solchen Stadium, in welchem Ilium und Ischium als eine zusammenhängende Knorpelplatte angetroffen werden (Fig. 11). Bei einem Katzenembryo tritt uns eine leichte Krümmung des Pubis schon in einem Stadium entgegen, in welchem noch drei gesonderte Theile vorliegen (Fig. 12). In Fig. 6 ist die Krümmung des Pubis eines in demselben Entwicklungsstadium stehenden Schafsembryo stärker ausgeprägt als bei dem eben erwähnten Katzenembryo.

Wie ich oben (pag. 100) erwähnt hatte, war es anzunehmen, dass bei Säugethierembryonen eine Fensterung des ventralen Abschnittes des Beckengürtels zur Beobachtung gelangen würde. Diese Voraussetzung hat sich jedoch nicht erfüllt. Es ist mir nicht gelungen, den geringsten Anhaltspunkt dafür zu gewinnen, dass bei Säugethierembryonen eine Fensterung oder sei es nur eine wesentliche Erweiterung des Foramen ovale vorkomme, welche in phylogenetischer Beziehung Verwerthung finden dürfte.

Bei ihrer knorpeligen Anlage haben Ilium, Ischium und Pubis eine gracile Form (Fig. 6, 12), erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung erhalten sie eine relativ plumpe Gestalt (Fig. 10). Schon in dem frühesten Stadium der Entwicklung ist der N. obturatorius frei (pag. 101). Es ist bekannt, dass das Pubis der ausgewachsenen Säugethiere eine starke furchenartige Vertiefung aufweist (Sulcus obturatorius), in welcher der N. obturatorius verläuft. Bei keinem einzigen von mir untersuchten Säugethierembryo konnte ich an dem noch knorpeligen Pubis eine solche furchenartige Vertiefung beobachten. Daraus folgt, dass diese Furche des Pubis bei Säugethieren keine primitiven Verhältnisse darbietet, sondern, da sie erst im Laufe

---

<sup>1</sup> Eine gleiche Krümmung des Pubis kann man bei allen Vögeln beobachten. Fig. 11 (Morph. Jahrb. Bd. XIII. Taf. 10) zeigt eine Krümmung des Pubis beim Huhne. Bei den Vögeln gleicht sich diese Krümmung des Pubis im Laufe der weiteren embryonalen Entwicklung wieder aus. Beim Säugethier erreicht die Krümmung beinahe einen rechten Winkel und bleibt bestehen.

der späteren Entwicklung auftritt, eine den Säugethieren eigene Sekundärbildung ist. Die vorliegenden Untersuchungen haben erwiesen, dass das Foramen ovale bei Säugethieren nicht durch Fensterung eines einheitlichen Pubo-ischium entsteht, sondern durch den entgegengesetzten Process, nämlich dadurch, dass sowohl die dorsalen Enden des Pubis und Ischium durch die Acetabularbodenplatte des Ischium, als auch die ventralen Enden des Pubis und Ischium durch den Ramus uniens ischii mit einander verwachsen.

Von großem Werthe scheint mir die Beobachtung zu sein, dass bei der Verwachsung der drei knorpeligen Komponenten des Hüftbeines der Säugethiere zuerst Ilium und Ischium verschmelzen, das Pubis jedoch noch eine Zeit lang selbständig verbleibt (Fig. 2, 3, 5, 8, 11).

Die gleiche Beobachtung habe ich früher bei Vogelembryonen gemacht<sup>1</sup>.

GEGENBAUR hat zuerst nachgewiesen, dass beim Hüftbein der Säugethiere das Darmbein und das Sitzbein an der Pfanne die am meisten betheiligten Stücke sind und dass das Schambein bei einigen nicht einmal den Rand der Pfanne erreicht.

Schon an dem knorpelig präformirten Beckengürtel von Säugethierembryonen gelang es mir, genau dieselbe Nichtbetheiligung oder geringe Betheiligung des Pubis an der Pfanne des Hüftgelenkes nachzuweisen, wie GEGENBAUR sie in einem solchen Stadium beobachtet hatte, in dem die drei knöchernen Bestandtheile des Hüftbeines nur durch Fugen von einander getrennt vorlagen. Fig. 10 zeigt die geringe Betheiligung des Pubis an der Umrandung der Pfanne beim Schafsembryo. Aus Fig. 11 geht hervor, dass beim Kaninchenembryo das Pubis von der Pfanne ausgeschlossen ist.

Die Thatsache, dass dieses eigene Verhalten des Pubis bereits bei Embryonen der Säugethiere auftritt, berechtigt zu der Auffassung, dass es sich bei Säugethieren nicht um eine, auf Grund der Ossifikation eingetretene Elimination des Schambeines handelt,

---

<sup>1</sup> Morph. Jahrb. Bd. XIII. pag. 292. Fig. 14. Hierbei will ich nachträglich auf einen Fehler in der Bezeichnung aufmerksam machen, welcher mir bei meiner ersten Publikation leider entgangen ist. Die Partie, welche zwischen den beiden Trennungsspuren liegt (Fig. 14 *Tr.sp.*), ist das Pubis. Die Bezeichnung *Sp.il* ist falsch. Die Spina iliaca ist ein kleiner Fortsatz, welcher vom Processus ilei acetabularis pubicus (*Pr.il.act.pub*) ausgeht und in der betreffenden Zeichnung richtig mit *Sp.il* bezeichnet ist.

sondern um eine primäre Nichtbetheiligung oder um eine primäre geringe Betheiligung des Schambeines an der Bildung der Pfanne.

Bei Beschreibung der Entwicklung des Beckengürtels der Säugethiere sah ich mich bereits mehrfach veranlasst, auf einige übereinstimmende Beobachtungen bei Vögeln hinzuweisen. Diese Übereinstimmung wird noch vollständiger bei einer eingehenden Betrachtung. Vergleichen wir das Os pelvis eines Embryo von *Larus ridibundus* in einem solchen Stadium, in welchem zuerst Knorpelgewebe erkannt werden kann (Fig. 14), mit dem in dem gleichen Stadium der Entwicklung stehenden Hüftbein der Katze (Fig. 12), so ergibt sich eine auffällige Übereinstimmung sowohl in der Lagerung als auch in der Konfiguration der drei morphologisch unterscheidbaren Elemente des Beckengürtels.

Bei beiden Vergleichsobjekten liegen drei getrennte Knorpelstücke vor. Das Ilium hat bei beiden die Gestalt einer Platte, das Pubis ist ein langer graciler, das Ischium ein etwas kürzerer plumper Knorpelstab. Sowohl beim Vogelembryo wie beim Säugethierembryo zeigen Ilium und Ischium in demselben Stadium noch keine Acetabularfortsätze, auch sind die ventralen Enden des Pubis und Ischium unverbunden.

Auch in den auf dieses Stadium folgenden Entwicklungsvorgängen des Beckengürtels stimmen Vogel- und Säugethierembryo überein. Es treten bei beiden an dem Ischium wie an dem Ilium Acetabularfortsätze auf. An dem Pubis der Säugethiere und Vögel habe ich nie Acetabularfortsätze beobachtet; das Pubis behält somit seine ursprüngliche stabförmige Gestalt bei.

Erst bei älteren Vogel- und Säugethierembryonen treten divergente Entwicklungsvorgänge ein, aus denen dann jene abweichenden Formen der Beckengürtel resultiren, wie sie bei dem Vogel als Os pelvis, beim Säugethiere als Hüftbein vorliegen.

Von hoher Bedeutung ist die Übereinstimmung der primitivsten Form des Beckengürtels der Säugethiere (Fig. 12) mit der primitivsten Form des Beckengürtels bei Vögeln (Fig. 14). In meiner ersten Schrift wies ich nach<sup>1</sup>, dass das Lagerungsverhältnis des Ilium, Ischium und Pubis beim Vogelembryo und bei gewissen fossilen Reptilien das gleiche ist. Daraus folgt, dass auch die primitivste Form des Beckengürtels der Säugethiere gewisse Übereinstimmung zeigt mit dem Beckengürtel der saurierartigen Reptilien, wie auch ein

<sup>1</sup> Morph. Jahrb. Bd. XIII. pag. 273. Fig. 3, 4.

Vergleich von Fig. 12 mit Fig. 13 bestätigt. Für das Os pelvis des Vogelembryo war dieses mit den Reptilien übereinstimmende Verhalten durchaus zu erklären, denn es ist außer Frage gesetzt, dass die Vögel in den Reptilien ihre nächsten Verwandten haben. Für Säugethiere konnte ein solcher Befund nicht erwartet werden, weil die Säugethiere in manchen Organisationsverhältnissen den Amphibien nahe stehen und, so weit jetzige Untersuchungen reichen, nicht direkt von reptilienähnlichen Vorfahren hergeleitet werden dürfen.

Es ist als unzweifelhaft anzunehmen, dass Vögel und Säugethiere in keinem direkten genealogischen Verhältnisse stehen. Da jedoch die Hüftbeine der Säugethiere und Vögel in ihrer primitivsten knorpeligen Gestalt mit einander übereinstimmen, und auch dieselbe Form dem Beckengürtel der jetzt lebenden saurierartigen Reptilien (Fig. 13) und sauropoden Dinosaurier zu Grunde liegt, so liegt es nahe anzunehmen, dass diese Form des Beckengürtels, welche als dreistrahligster Stern auftritt, die Grundform des Beckengürtels der amnioten Wirbelthiere sei. Der Beckengürtel der Landschildkröten lässt sich auch auf diese Grundform zurückführen. Der bei Vögeln und Säugethieren als übereinstimmend erkannte Entwicklungsmodus des Beckengürtels lässt es wahrscheinlich erscheinen, dass es gelingen wird — falls der Beckengürtel der Chelonier sich nicht als ein connascentes Gebilde anlegt — auch für Landschildkröten den Beweis zu liefern, dass das Foramen obturatorium durch Verwachsung der Enden des Pubis und des Ischium entsteht.

Es ist die Frage in Erwägung zu ziehen, ob die dreistrahligste Grundform des Beckengürtels der amnioten Wirbelthiere aufzufassen sei als ein einheitliches Gebilde oder ob der Annahme die größte Wahrscheinlichkeit zukommt, dass dieser dreistrahligsten Grundform drei gesonderte Radian zu Grunde liegen.

ALEX. BUNGE zeigte, dass bei *Lacerta vivipara* die jederseitige *Cartilago pelvis* eine einheitliche Anlage hat. Eine einheitliche Anlage der *Cartilago pelvis* ist in einer Reihe von Fällen auch beim Huhne beobachtet worden<sup>1</sup>. Es ist jedoch erwiesen worden, dass der Beckengürtel des Huhnes sich als ein connascentes Gebilde anlegt<sup>2</sup>. Im Hinblick auf diese Erkenntnis ist es bei Beurtheilung der

<sup>1</sup> a) A. JOHNSON, On the Development of the pelvic girdle and skeleton of the hind limb in the Chick. Studies from the morphological laboratory in the university of Cambridge. London 1884. Vol. II. Part I. pag. 13. b) Morpholog. Jahrb. Bd. XIII. pag. 291.

<sup>2</sup> Morpholog. Jahrb. Bd. XIII. pag. 292.

einheitlichen Anlage des Beckengürtels von *Lacerta vivipara* nur gestattet, gleichfalls eine Connascenz zu vermuthen. Wesentlich unterstützt wird diese Auffassung durch den Nachweis, dass auch bei einem Vertreter einer zweiten Wirbelthierklasse bei einem Säugethiere (Mensch) eine Connascenz des Beckengürtels zur Beobachtung gelangt ist.

So weit meine Untersuchungen reichen, lässt der Beckengürtel einiger Säugethiere eine gesonderte knorpelige Anlage dreier Elemente erkennen. Einen gleichen Befund habe ich schon früher für sämtliche von mir untersuchten, wild lebenden Vögel nachgewiesen.

Die Selbständigkeit der drei Komponenten des Beckengürtels tritt am deutlichsten zu Tage bei den primitiven Sumpf- und Wasservögeln<sup>1</sup>, sie tritt uns am deutlichsten entgegen bei der primitivsten knorpeligen (dreistrahligen) Form des Beckengürtels der Vögel (excl. Huhn) und Säugethiere (excl. Mensch nach E. ROSENBERG).

In Bezugnahme auf das eben Besprochene erscheint somit die Voraussetzung gestattet, dass auch der dreistrahligen Grundform des Beckengürtels der übrigen Amnioten ursprünglich drei selbständige Strahlen zu Grunde lagen.

Ich fasse die Resultate dieser Arbeit zusammen:

Das Ilium, Ischium und Pubis legen sich bei Säugethiern gesondert an. Das Ilium entsendet zwei Acetabularfortsätze, einen Processus ilei acetabularis pubicus und einen Processus ilei acetabularis ischiadicus. Das Ischium bildet nur den Processus ischii acetabularis iliacus.

Die Bildung eines Processus ischii acetabularis pubicus findet nicht statt, somit bleibt zwischen Ischium und Pubis (bei Säugethiern, bei denen das Pubis an der Pfannenbildung Theil nimmt), in anderen Fällen zwischen Ischium und dem cranialen Acetabularfortsatz des Ilium (bei Säugethiern, bei denen das Pubis an der Pfannenbildung nicht theilhaftig ist) eine Lücke in der Umrandung des Acetabulum (Incisura acetabuli).

Das Pubis behält seine primitive stabförmige Gestalt und bildet keine Acetabularfortsätze. Zuerst verwächst das Ilium mit dem Ischium. Das Pubis bleibt am längsten selbständig. Das knorpelige Pubis des Kaninchenembryo theilhaftig sich nicht an der Bildung der

<sup>1</sup> Ebendasselbst. pag. 289.

Pfanne. Das knorpelige Pubis des Schafsembryo theiligt sich nur zum geringsten Theil an der Umrandung des Acetabulum.

Die dorsale Hälfte des Acetabularbodens entsteht durch eine zwischen den Acetabularfortsätzen des Ilium sich ausbreitende »Acetabularbodenplatte des Ilium«. Die ventrale Hälfte des Acetabularbodens wird gebildet durch eine vom dorsalen Ende des Ischium ausgehende »Acetabularbodenplatte des Ischium«, welche sich ausspannt zwischen dem Processus ischii acetabularis iliacus und dem dorsalen Ende des Pubis und sich mit der Acetabularbodenplatte des Ilium verbindet.

Es ergibt sich, dass die auf Grund einer von ALEXANDER BUNGE verfochtenen Hypothese vorausgesetzte Fensterung des Beckengürtels für Säugethiere nicht bestätigt werden kann. Es ist vielmehr erwiesen worden, dass bei Säugethierembryonen der dorsale Schluss des Foramen ovale dadurch entsteht, dass die Acetabularbodenplatte des Ischium mit dem dorsalen Ende des Pubis verwächst. Der ventrale Schluss des Foramen ovale kommt zu Stande, indem der vom ventralen Ende des Ischium ausgesandte Ramus unius ischii (früher Ramus inferior ischii) mit dem ventralen Ende des Pubis in Beziehung tritt. Der »Sulcus obturatorius« des Pubis ist eine sekundäre, im Laufe der späteren embryonalen Entwicklung auftretende Bildung.

Die Beckengürtel der Säugethiere und Vögel zeigen in ihrem primitivsten knorpeligen Zustande eine große Übereinstimmung in Bezug auf Gestalt und Lagerung ihrer drei Komponenten. Im Princip die gleiche Konfiguration liegt auch dem Beckengürtel der jetzt lebenden saurierartigen Reptilien und sauropoden Dinosaurier zu Grunde. Diese Form des Beckengürtels, welche drei sternartig gruppirte, selbständige Radian erkennen lässt, ist als Grundform des Beckengürtels der Amniotenwirbelthiere aufzufassen. Das Pubis ist derjenige Strahl, welcher seine primitive stabförmige Gestalt bewahrt und am längsten seine Selbständigkeit beibehält.

---

## Erklärung der Abbildungen.

---

### Tafel VI.

Die Abbildungen der mikroskopischen Schnitte wurden vermittle einer ABNÉ'schen Camera lucida mit großem Spiegel angefertigt. In Betreff der Fig. 6—12 und 14 cf. Text pag. 103 ff.

Die Vergrößerungen wurden durch einen Bruch angegeben.

Für alle Abbildungen gelten folgende Bezeichnungen:

*Act* Acetabulum,  
*Act.bd* Acetabularboden,  
*Act.bd.plt* Acetabularbodenplatte,  
*Act.bd.plt.il* Acetabularbodenplatte des Ilium,  
*Act.bd.plt.isch* Acetabularbodenplatte des Ischium,  
*Fmr.kpf* Femurkopf,  
*For.ov* Foramen ovale (seu obturatorium),  
*Il* Ilium,  
*Isch* Ischium,  
*Kl* Körperlänge,  
*N.obt* Nervus obturatorius,  
*R.un.isch* Ramus unius ischii,  
*Reg.act* Regio acetabuli,  
*Tr* Zone indifferenten Gewebes,  
*Tr.sp* Trennungsspur (Zone intercellularsubstanzarmen Knorpels),  
*P.inf.pub* Pars inferior Pubis,  
*P.sup.pub* Pars superior Pubis,  
*Pr.il.act.isch* Processus ilei acetabularis ischiadicus,  
*Pr.il.act.pub* Processus ilei acetabularis pubicus,  
*Pr.isch.act.il* Processus ischii acetabularis iliacus,  
*Pub* Pubis.

Fig. 1, 2, 3, 4, 5 Sagittalschnitte durch die Acetabularregion.

- Fig. 1. *Ovis aries*. Kl. 17 mm.  
 Fig. 2. - - - 17,4 mm.  
 Fig. 3. - - - 18 mm.  
 Fig. 4. - - - 20 mm.  
 Fig. 5. *Lepus cuniculus*. Kl. 13 mm.

Fig. 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14 Kombinationsbilder des Beckengürtels.

- Fig. 6. *Ovis aries*. Kl. 16 mm.  
 Fig. 7. - - - 17 mm.  
 Fig. 8. - - - 17,4 mm.  
 Fig. 9. - - - 18 mm.  
 Fig. 10. - - - 20 mm.  
 Fig. 11. *Lepus cuniculus*. Kl. 13 mm.  
 Fig. 12. *Felis domestica*. Kl. 12 mm.  
 Fig. 14. *Larus ridibundus*. L. d. h. Extr. 4 mm.

Fig. 13. Beckengürtel eines jungen *Crocodylus sclerops* nach C. K. HOFFMANN. Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. III. Taf. XI Fig. 14. Die von C. K. HOFFMANN publicirte Zeichnung giebt die Innenfläche des rechten Beckengürtels wieder. Des leichteren Vergleiches wegen mit sämmtlichen übrigen Abbildungen habe ich diese Figur umgekehrt, so dass Fig. 13 die Innenfläche des linken Beckengürtels darstellt.

# Theorie des Mesoderms.

Von

**Carl Rabl.**

---

Mit Tafel VII—X und 9 Holzschnitten.

---

Als ich vor dreizehn Jahren die beiden großen Mesodermzellen von Unio fand und mir, wenige Jahre später, dieselbe Beobachtung an Planorbis gelang, war es mein lebhafter Wunsch, auch die anscheinend so differente Bildungsweise des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Meine damaligen Verhältnisse waren aber einer solchen Untersuchung nicht günstig.

Eine Arbeit über einen anderen Gegenstand hat mich vor etwa zwei Jahren wieder zu der ursprünglichen Frage zurückgeführt. Seit längerer Zeit mit der Untersuchung der Entwicklung des Wirbelthierkopfes beschäftigt, fand ich nämlich, dass es zu einer ersprießlichen Erledigung einiger der wichtigsten Punkte unerlässlich sei, gewisse Differenzirungsprocesse des Mesoderms im Bereiche des Rumpfes einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Vor Allem war mir klar, dass es zur Lösung des so überaus schwierigen und anziehenden Problems der Metamerie des Wirbelthierkopfes unbedingt erforderlich sei, vorerst den Begriff eines Wirbelthier-Metamers sicherzustellen. Die Außerachtlassung dieser Forderung hat es mit sich gebracht, dass man Mesodermabschnitte, die mit wirklichen Metameren nur in dem einen Punkte übereinstimmen, dass sie ungefähr dieselbe Länge wie diese besitzen, schlechtweg als Mesodermsegmente bezeichnet hat. So ist man dazu geführt worden, eine viel größere Zahl von »Kopfsomiten« anzunehmen, als thatsächlich vorhanden sind. Die Nerven mussten sich dieser Annahme



fügen; Kopfnerven, welche mit Spinalnerven nur das Eine gemeinsam haben, dass sie eben auch Nerven sind, wurden als segmentale, dem Typus der spinalen sich anreihende bezeichnet und jedem Somit wurde ein Nerv zugetheilt. War die Zahl der Nerven zu groß, so war ein Somit ausgefallen, war die Zahl der Somiten zu groß, so hatte sich der betreffende Nerv einfach einem seiner Nachbarn angeschlossen. So ist die große Verwirrung entstanden, die heute das ganze Problem der Metamerie des Wirbelthierkopfes kennzeichnet.

Es musste mir also zunächst darum zu thun sein, die Charaktere eines Rumpfsegmentes oder eines Segmentes überhaupt festzustellen und dabei wieder die wesentlichen, jedem Segmente in gleicher Weise zukommenden von den unwesentlichen, auf einzelne Körperabschnitte beschränkten zu scheiden. Zu dieser Untersuchung wurde ich um so mehr angeregt, als ich durch die Mittheilungen HATSCHKE's Kenntniss erhalten hatte von den höchst eigenthümlichen und interessanten Vorgängen, welche sich am Mesoderm des Amphioxus in späteren Entwicklungsstadien vollziehen.

War mir nun die Lösung dieser Frage so weit gelungen, dass ich einen festen Boden für die Beurtheilung der Processe, die sich im Kopfe abspielen, gewonnen hatte, so schien es mir andererseits auch wünschenswerth, das Mesoderm bis zu jenen Stadien zurückzuverfolgen, in welchen sich die Art seiner Entstehung aus den primären Blättern erkennen ließ. Eine größere Zahl von Keimscheiben von *Pristiurus*, die ich aus Neapel mitgebracht hatte, wurde zum Ausgange der Untersuchung genommen. Dann wurden junge Keimscheiben des Huhnes, der Taube und des Kaninchens in Schnittserien zerlegt und die erhaltenen Bilder unter einander und mit denen von *Pristiurus* verglichen. Die bei dieser Untersuchung gewonnenen Thatsachen und die aus den Thatsachen resultirenden Schlüsse sind so einfach, dass ich Anfangs selbst davon überrascht war. Dadurch wurde ich aber auch angeregt, die Mesodermbildung der Wirbelthiere im Lichte der an den wirbellosen Bilaterien gewonnenen Erfahrungen zu betrachten und zu untersuchen, ob und in wie weit die Mesodermbildung aller Bilaterien auf ein gemeinsames Grundschema zurückzuführen sei.

Dem Gesagten zufolge zerfällt die vorliegende Abhandlung in zwei Theile; der erste beschäftigt sich mit der Entstehung, der zweite mit der weiteren Differenzirung des mittleren Keimblattes. Im ersten Theile habe ich hauptsächlich solche Stadien der Mesoderm-

bildung beschrieben, welche mir für die einheitliche Auffassung dieses Keimblattes und die Zurückführung seiner Entstehung auf die Mesodermbildung der wirbellosen Bilaterien von Wichtigkeit zu sein schienen. Im zweiten Theile sind es namentlich die Befunde über die Entwicklung der Seitenrumpfmuskelmasse und über den Ursprung der Binde-substanzen, auf die ich einen größeren Nachdruck legen möchte. Auch hinsichtlich der Entwicklung der Exkretionsorgane bin ich zu einigen, nicht unwichtigen neuen Ergebnissen gelangt. Den allgemeinen Betrachtungen des zweiten Theiles habe ich eine Erörterung einiger wichtiger histologischer Probleme angeschlossen, in denen ich zu zeigen versucht habe, wie die verschiedenen Gewebsarten auf Epithelien zurückgeführt werden können und wie dadurch, dass bald der eine, bald der andere Charakter des Epithels in den Vordergrund tritt und einseitig ausgebildet wird, während gleichzeitig die anderen Charaktere ganz oder theilweise unterdrückt werden, das Gewebe seinen epithelialen Charakter mehr und mehr verliert. Es liegen diesen Erörterungen ziemlich ausgedehnte Untersuchungen zu Grunde, die mich zu der ganz bestimmten Überzeugung geführt haben, dass kein Gewebe, mag es noch so sehr von dem gewöhnlichen Bilde eines Epithels abweichen, seinen epithelialen Ursprung verleugnet.

Ich bin mir wohl bewusst, dass ich viele wichtige, im Laufe der Untersuchung sich mir aufdrängende Fragen nicht nur nicht zu lösen, sondern auch kaum der Lösung entgegenzuführen vermocht habe. In solchen Fällen war ich stets bestrebt, die Unsicherheit des Urtheils oder der Beobachtung scharf hervortreten zu lassen; dadurch kann andererseits die Darstellung dessen, was als sicher leicht zu konstatiren ist, nur gewinnen. Wenn man daher auch an mehr als einer Stelle die wünschenswerthe Klarheit vermissen wird, so kann ich doch den Vorwurf, den man mir daraus machen kann, nicht allzu schwer nehmen; denn der Forscher soll die Wahrheit über Alles halten; er darf sie nie der Klarheit zum Opfer bringen: denn was heute nicht ganz klar ist, kann es morgen werden; was aber heute eine Lüge ist, bleibt in alle Ewigkeit eine Lüge.

Hinsichtlich der Litteratur habe ich mich in einiger Verlegenheit befunden. Ich war bestrebt, nur die wichtigsten Arbeiten zu citiren und habe daher auch viele Arbeiten, die ich genau excerptirt hatte, nicht berücksichtigt. Ich glaube damit im Sinne der Mehrzahl der Leser gehandelt zu haben; mir selbst sind wenigstens Abhandlungen, die eigentlich nur aus Referaten bestehen, immer widerlich gewesen:

Je weniger Einer in seinem eigenen Kopfe hat, um so mehr nimmt er aus fremden. Nur dann, wenn es mir für die Beweisführung nöthig erschien und diese nicht aus meinen Beobachtungen allein zu erbringen war, habe ich mich bestrebt, ausführlicher zu sein; dies ist namentlich mit Rücksicht auf die Mesodermentwicklung der Wirbellosen geschehen.

## I.

### Über die Bildung des Mesoderms.

Ich habe die Mesodermbildung der Selachier und Vögel untersucht; außerdem habe ich einige junge Keimscheiben des Kaninchens, welche, wie ich glaube, die Mesodermbildung noch erkennen lassen, in Schnittserien zerlegt.

a) Selachier. Die Untersuchungen wurden an Keimscheiben von *Pristiurus melanostomus* angestellt. Ich gehe bei der Beschreibung von einem Stadium aus, welches man als das Höhestadium der Mesodermbildung bezeichnen kann; es entspricht dem Stadium *B* BALFOUR'S. Die Keimscheibe ist von rundlicher oder ovaler Gestalt und trägt in der Mitte des Hinterrandes die »Embryonalanlage«. Diese stellt eine knötchenförmige Verdickung des Randes dar, deren Länge der Breite ungefähr gleichkommt und die vorn abgerundet endigt. Diese knötchenförmige Erhebung trägt an ihrer oberen Fläche eine Furche, die hinten in eine seichte Einkerbung des Blastodermrandes ausläuft, vorn in einiger Entfernung vom Vorderende des Knötchens aufhört. Die Furche wird von zwei Falten begrenzt, welche vor ihr bogenförmig in einander übergehen. Sie ist der Vorläufer der Medullarfurche; ich will sie aber aus einem später zu erwähnenden Grunde zunächst nicht als Medullar-, sondern als Rückenfurche bezeichnen. Die beiden seitlichen Falten sind die Vorläufer der Medullarfalten oder Medullarwülste und sollen zunächst Rückenfalten oder Rückenwülste heißen. Der dieselben vor der Rückenfurche verbindende bogenförmige Wulst entspricht der »Kopffalte« BALFOUR'S. Die beiden Rückenwülste sind vorn stärker hervorgewölbt als hinten und laufen hier zur Seite des Hinterendes der Rückenfurche in den verdickten Blastodermrand aus. Die Rückenfurche ist hinten breit und flach und verschmälert und vertieft sich nach vorn allmählich; kurz hinter ihrem vordersten Ende ist sie mehr als doppelt so tief als hinten.

Eine Querschnittserie durch eine Keimscheibe dieses Stadiums giebt im Bereiche der Embryonalanlage von hinten nach vorn folgende Bilder. Die ersten (hintersten) Schnitte will ich übergehen, da die hier vorliegenden Verhältnisse besser an Sagittalschnitten studirt werden können; ich will nur erwähnen, dass man in Folge der medianen Einkerbung des hinteren Blastodermrandes zunächst zwei symmetrische, von einander getrennte Querschnittshälften bekommt. Weiter vorn erhält man Bilder, wie eines auf Taf. VII Fig. 1 wiedergegeben ist. Die Figur stellt natürlich nur die Hälfte eines Querschnittes dar. Die Keimscheibe ist hier noch vom Dotter abgehoben, wesshalb dieser nicht mitgezeichnet ist. Man sieht zunächst, dass die Keimscheibe aus drei Blättern besteht und dass das mittlere (*mes*) an zwei Stellen (bei *gm* und *pm*) mit dem inneren zusammenhängt. Bei *pm* sieht man eine Keratheilungsfigur mit schief gegen die Oberfläche gestellter Achse. Das Mesoderm bildet eine kompakte Zellmasse, die allenthalben dem Entoderm dicht anliegt, während sie vom Ektoderm durch einen ziemlich breiten Spalt-raum getrennt ist. Das Ektoderm ist in der Mitte zu der von den Rückenwülsten (*rw*) begrenzten Rückenrinne (*r*) eingesenkt und liegt hier direkt dem Entoderm auf. Noch instruktiver sind Schnitte, welche durch die Mitte der Embryonalanlage hindurchgehen; ein solcher ist in Fig. 2 abgebildet. Ich will bei der Beschreibung desselben etwas länger verweilen und auch die histologischen Charaktere der drei Keimblätter in Betracht ziehen. Die Rückenrinne ist in dieser Gegend tiefer als hinten und wird dem entsprechend von höheren Rückenwülsten begrenzt. Das Ektoderm bildet eine in der ganzen Ausdehnung eines solchen Keimscheibenquerschnittes gleich dicke Schicht; nur am Boden der Rückenrinne ist es etwas dünner und bietet auch sonst einige Besonderheiten dar. Es stellt ein einschichtiges hohes Cyliinderepithel dar; die Kerne der Zellen stehen jedoch nicht alle in gleicher Höhe und es kann dadurch stellenweise der Eindruck einer Mehrschichtigkeit hervorgerufen werden. Indessen stehen die meisten Kerne etwa in halber Höhe der Zellen oder dem freien Zellenende ein wenig näher als dem basalen. Das Protoplasma der Zellen ist reichlich von Dotterkörnchen durchsetzt; mehr in der basalen als in der freien Hälfte der Zellen. Die Zellgrenzen erscheinen als sehr feine, helle, körnchenlose Streifen. Am Boden der Rückenrinne sind die Zellen etwas niedriger und breiter und in Folge des geringeren Gehaltes an Dotterkörnchen heller; ihre Kerne sind hier mehr kugelig, während sie im übrigen

Ektoderm zumeist eine ovale Form haben. Am Blastodermrande biegt das Ektoderm in denjenigen Theil des Entoderms um, mit dem hier das Mesoderm im Zusammenhang steht.

Am Entoderm haben wir zwei Abschnitte zu unterscheiden; der eine, den wir als Chordaentoderm oder Chordaplatte bezeichnen wollen, bildet einen mäßig breiten, von hinten nach vorn ziehenden Streifen, den wir im Querschnitte bei Fig. 2 *chp* sehen. Er liegt direkt dem Boden der Rückenrinne an, ohne aber mit dem Ektoderm zu verschmelzen. Bei Sublimathärtung hebt sich meistens (vielleicht immer) das Ektoderm vom Chordaentoderm ab und es erscheint dann zwischen beiden ein breiter Spaltraum. Der andere, größere Abschnitt des Entoderms stellt das Darmentoderm (*ent*) vor; jedoch muss ich gleich bemerken, dass dasselbe nicht bloß den Darm, sondern auch den Dottersack aufbauen hilft. Das Entoderm besteht in seinen beiden Theilen, ähnlich dem Ektoderm, aus Cylinderzellen. Es ist dies allerdings am Darmentoderm in meinen Figuren nicht ersichtlich; ich habe mich aber an anderen Präparaten mit Sicherheit davon überzeugt. Das Protoplasma ist auch hier von Dotterkörnchen erfüllt.

Das Entoderm zeigt nun an zwei Stellen jeder Querschnittshälfte Besonderheiten. Zunächst bemerkt man zwischen Chordaentoderm und Darmentoderm eine kleine grubige Vertiefung und man kann sich leicht überzeugen, dass hier in so fern eine Kontinuitätstrennung des Entoderms besteht, als Chordaentoderm und Darmentoderm nicht unmittelbar in einander übergehen, sondern beide sich ins Mesoderm fortsetzen (*gm*). Im Grunde der Grube oder in geringer Entfernung davon bemerkt man häufig Theilungsfiguren, deren Achsen so stehen, dass sie ungefähr gegen die Grube hinzielen. Ähnliche Verhältnisse finden sich in der Nähe des Blastodermrandes; auch hier sieht man eine kleine grubige Vertiefung (*pm*) und die Wände der Grube setzen sich einerseits ins Mesoderm, andererseits ins Ektoderm des Umschlagsrandes, sowie in den lateralen Rand des Darmentoderms fort. Auch hier sieht man im Grunde der Grube oder nicht weit davon entfernt häufig Theilungsfiguren, mit der Achse gegen die Grube gerichtet. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass von den beiden erwähnten Stellen aus die Bildung des Mesoderms erfolgt.

Das Mesoderm besteht aus zwei, in der Mitte durch das Chordaentoderm vollständig getrennten Massen; es liegt dem Entoderm viel

inniger an als dem Ektoderm, das sich allenthalben deutlich von ihm abhebt. Nur an den beiden erwähnten Stellen, also neben dem Chordaentoderm und in der Nähe des Blastodermrandes, steht es mit dem Entoderm in inniger Verbindung. In der Nähe dieser Ursprungsstellen liegen seine Zellen dicht an einander und stellen kompakte Massen dar; in einiger Entfernung davon lösen sich dagegen diese Massen mehr auf, indem die Zellen nur in lockerem Verband sich befinden. Die Mesodermzellen haben rundliche oder polyedrische Formen, kugelige Kerne und ein reichlich mit Dotterkörnchen erfülltes Protoplasma. Die Kerne scheinen in so fern eine regelmäßige Lagerung zu besitzen, als sie in den tiefsten, dem Darmentoderm aufliegenden Zellen nach unten, also gegen das Entoderm, und in den oberflächlichsten, dem Ektoderm zugewendeten nach oben zu liegen pflegen. Wir können in beiden Fällen die Kerne als bodenständig bezeichnen. An Keimscheiben, welche in Platinchlorid-Pikrinsäure gehärtet sind, behält das Mesoderm auch nach langem Auswaschen in Alkohol einen Stich ins Gelbliche (s. die Figuren).

Gehen wir in der Querschnittserie noch weiter nach vorn, so sehen wir, wie das Mesoderm jeder Schnitthälfte sich, entsprechend seinen beiden Ursprungsstellen, in zwei Theile sondert. Schnitte durch das Vorderende der Embryonalanlage geben daher Bilder, wie ein solches in Fig. 3 wiedergegeben ist. Wir sehen da das Mesoderm in eine mediale und laterale Partie getheilt, beide noch im Zusammenhang mit dem Entoderm ihrer Ursprungsstellen (*mes* und *mes'*). Nach einigen Präparaten scheint der mediale Theil des Mesoderms eine Höhle zu enthalten; ich konnte aber darüber bisher nichts Sicheres herausbringen, da die Mesodermzellen hier ziemlich locker neben einander liegen. Noch weiter nach vorn schwindet zunächst der mediale Theil des Mesoderms, während der laterale noch eine Strecke weit erhalten bleibt. Dabei bleibt sein Zusammenhang mit dem Entoderm des Umschlagsrandes stets erhalten. Geht man in der Schnittserie noch weiter über die Embryonalanlage hinaus, gegen die Mitte und endlich gegen das Vorderende der Keimscheibe, so sieht man, wie die beiden primären Blätter allmählich ihre Charaktere ändern. Die Zellen des Ektoderms werden zuerst in den Seitentheilen, dann auch in der Mitte eines Keimscheibenquerschnittes niedriger und sinken schließlich zu ganz flachen Gebilden herab. Eben so verändern sich auch die Zellen des

Entoderms; sie verlieren ihre epitheliale Anordnung und nehmen dem entsprechend auch andere Formen an. Indessen sind dies Verhältnisse, die für die uns interessirende Frage belanglos sind.

Untersucht man nun eine Keimscheibe dieses Stadiums auf Sagittalschnitten, so erhält man folgende Bilder. Zunächst sieht man an sagittalen Medianschnitten am Hinterrande der Keimscheibe das Ektoderm des Bodens der Rückenrinne in das Chordaentoderm übergehen. In einiger Entfernung von der Mittellinie erhält man vom Hinterrande der Keimscheibe ganz ähnliche Bilder, wie man sie an Querschnittserien vom Seitenrande erhält. Man kann sich also wieder von dem Zusammenhange des Mesoderms mit dem Entoderm des Umschlagsrandes überzeugen. Verfolgt man eine solche Serie genau und vergleicht sie mit den Bildern einer Querschnittserie, so gelingt es leicht sich zu überzeugen, dass die Ursprungslinie des Mesoderms, welche neben dem Chordaentoderm von vorn nach hinten zieht, am Hinterrande des Blastoderms in jene Ursprungslinie umbiegt, welche, dem Blastodermrande folgend, zuerst nach der Seite

Fig. 1.



und dann in flachem Bogen nach vorn zieht. Wir können uns also die Mesodermverhältnisse dieses Stadiums in das Oberflächenbild des hinteren Blastodermabschnittes so eintragen, wie dies in nebenstehender Figur geschehen ist.

Ich bezeichne nun denjenigen Theil des Mesoderms, welcher neben dem Chordaentoderm den Ursprung nimmt, als gastrales Mesoderm und denjenigen, welcher vom Entoderm des Umschlagsrandes entspringt, als peristomales Mesoderm. Beide Theile gehen am Hinterende der Embryonalanlage kontinuierlich in einander über, sie setzen sich in einander fort.

Wenn man etwas jüngere Keimscheiben von *Pristiurus* untersucht, solche, deren Embryonalanlage etwas kürzer als breit ist, so bekommt man im Wesentlichen dieselben Bilder. Auch hier kann man sich wieder von dem doppelten Ursprung des Mesoderms überzeugen; nur erscheint dieses Blatt viel dünner und zellenärmer als in dem beschriebenen Stadium. Während es hier an den dicksten Stellen fünf bis sechs Zellen dick war, finden wir es jetzt zumeist nur aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt; nur in der Nähe der Chordaplatte, wo das gastrale Mesoderm aus dem Entoderm hervorstücht, zeigt es eine größere Dicke. Zugleich erscheint in diesem

Stadium die Chordaplatte oder das Chordaentoderm auffallend breit und dünn, die Rückenrinne seicht und nach vorn ausgeflacht, die Rückenwülste niedrig. Aber schon in diesem Stadium reicht das peristomale Mesoderm weiter nach vorn als das gastrale.

Untersucht man noch jüngere *Pristiurus*-Keimscheiben, solche, welche etwa die Mitte halten zwischen Stadium *A* und *B* BALFOUR's und also der von HIS in Fig. 1 seiner Abhandlung »über die Bildung der Haifischembryonen«<sup>1</sup> dargestellten ähnlich sind, so sieht man am Hinterrande des Blastoderms und neben derjenigen Stelle des Entoderms, welche später zur Chordaplatte wird, nur eine Auflockerung der Zellen. Die Rückenrinne ist nur im hintersten Abschnitte als eine seichte, eben merkbare Depression angedeutet.

Ich gehe nun zur Beschreibung der Mesodermverhältnisse eines etwas späteren Stadiums über. Es entspricht dasselbe dem Stadium *C* BALFOUR's. Da die Darstellung BALFOUR's nicht ganz genau ist, das Stadium bei HIS fehlt und endlich die kürzlich von SWAEN<sup>2</sup> für *Torpedo* gegebene Beschreibung mit meinen Befunden an *Pristiurus* nicht ganz übereinstimmt, will ich wieder eine kurze Schilderung der Oberflächenansicht vorausschicken. Die Embryonalanlage ist fast doppelt so lang als breit; sie zeigt wieder die Rückenrinne, welche nach hinten in die Randkerbe ausläuft. Die Rückenrinne wird von den Rückenwülsten eingefasst, welche wie früher nach hinten in den verdickten Blastodermrand übergehen, nach vorn eben merklich sich verbreitern und vor der Rückenrinne bogenförmig sich mit einander verbinden. Dieser bogenförmige Verbindungswulst, die »Kopffalte« BALFOUR's, ist von derselben Breite wie die Rückenwülste selbst, als deren Fortsetzung er erscheint, und sendet von seinem vorderen, konvexen Rande einen kurzen, stumpfen Fortsatz in den flachen, außerembryonalen Theil des Blastoderms.

Eine Querschnittserie durch den hinteren Theil einer solchen Keimscheibe giebt folgende Bilder. Ich beginne mit der Darstellung der Verhältnisse, die sich etwas hinter der Mitte der Embryonalanlage zeigen. Ein Schnitt durch diese Gegend ist auf Taf. VII Fig. 4 abgebildet. Vergleichen wir denselben mit dem in Fig. 2 abgebildeten Schnitte des früheren Stadiums, so fällt uns zunächst eine wichtige Thatsache in die Augen. Wir sehen, dass sich ungefähr von der Mitte der abgebildeten Schnitthälfte nach außen bis

<sup>1</sup> Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II. 1877.

<sup>2</sup> A. SWAEN, Études sur le développement de la Torpille (*Torpedo ocellata*). Arch. de Biologie. Tome VII. Fasc. II. 1887.



zum Blastodermrande alle drei Keimblätter in außerordentlichem Grade abgeflacht haben; die Keimscheibe hat dadurch an Ausdehnung bedeutend gewonnen. Diese Abflachung des außerembryonalen Bezirkes der Keimscheibe, durch welche die Umwachsung des Dotters eingeleitet wird, geht, wie ein Vergleich der Figuren 2 und 4 lehrt, keineswegs mit einer namhaften Zellvermehrung einher; wir können uns vielmehr das Bild der Fig. 4 auch ohne Zellvermehrung aus dem Bilde der Fig. 2 ableiten. Ich möchte auf diese Thatsache deshalb ein sehr großes Gewicht legen, weil wir hier in sehr einfacher Form einer Erscheinung gegenüberstehen, die sich immer und immer wieder während der Entwicklung wiederholt und auf welche ich oft zurückkommen werde. Wir sehen nämlich, dass die Ausbildung einer bestimmten Form auch ganz unabhängig von einer Vermehrung der Zellen, lediglich durch Verwendung des bereits gebildeten Zellenmaterials erreicht werden kann. Zwei Faktoren sind es, welche die Entwicklung beherrschen: der erste ist die Vermehrung der Zellen durch Theilung, wobei zunächst wieder die Richtung, in welcher die Theilung erfolgt, die Stellung der Theilungsachse, von Wichtigkeit ist; der zweite ist das spezifische Wachsthum der Zellen, d. h. die Fähigkeit, bei ihrer weiteren Ausbildung ihre Form in bestimmter Weise zu ändern. Indem nun eine größere Anzahl gleichartiger Zellen gleichzeitig und gleichsinnig ihre Form ändert, wird natürlich auch das Organ, das sie aufbauen, eine entsprechende Formveränderung erfahren müssen.

An dem abgebildeten Schnitte sehen wir also zunächst das Ektoderm aus zwei differenten Abschnitten zusammengesetzt. Im embryonalen Theil der Keimscheibe besteht es, wie früher, aus einer einfachen Lage hoher Cylinderzellen; diese gehen nach dem außerembryonalen Theil ganz allmählich in niedrigere und schließlich in ganz flache Zellformen über. Am Blastodermrande (bei *ur*) werden die Zellen wieder etwas höher. Das Entoderm lässt folgende Abschnitte unterscheiden: zunächst das embryonale Entoderm, das sich vom Dotter abhebt und mit demselben eine Höhle (*ih*) begrenzt; sodann das außerembryonale (*ent'*), an dem man wieder eine mediale, dicke Partie und eine laterale, dünne unterscheiden kann, die ganz kontinuierlich in einander übergehen. Das außerembryonale Entoderm liegt bis zu der Stelle, wo es in das embryonale übergeht, unmittelbar dem Dotter auf. Im Dotter finden sich unter demselben die bekannten großen Dotterkerne (Merocytenkerne RÜCKERT's); unter der primitiven Darmhöhle (*ih*) fehlen sie. Das embryonale

Entoderm steht nirgends mehr mit dem Mesoderm in Verbindung; dafür zeigt es aber in der Mitte, unter dem Boden der Rückenrinne, eine eigenthümliche Bildung. Hier bemerkt man eine Einfaltung derjenigen Platte, die wir früher als Chordaplatte oder Chordaentoderm bezeichnet haben (*chp*); in diese Falte reicht von unten her eine Ausbuchtung der Darmhöhle hinein; wir können dieselbe als Chordarinne (*chr*) bezeichnen. Sie ist von zwei seitlichen Lippen begrenzt und erscheint im Grunde weiter als an der Kommunikationsstelle mit der Darmhöhle. Es ist schwer zu sagen, ob das Chordaentoderm ausschließlich in die Bildung der Chordafalte aufgeht oder ob einzelne seiner Zellen auch noch an der Bildung der dorsalen Darmwand Theil nehmen; ich möchte mich indess mehr der letzteren Ansicht zuneigen. Die Chordafalte springt in der Weise gegen den Boden der Rückenrinne vor, dass derselbe etwas vorgebuchtet wird. Die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm ist aber stets sehr scharf zu erkennen; sie tritt schon dadurch hervor, dass das Entoderm viel blässer als das Ektoderm erscheint. Von einer Betheiligung des Ektoderms oder des Mesoderms an der Bildung der Chorda kann gar keine Rede sein.

Das Mesoderm zeigt folgende Eigenthümlichkeiten. Die Verbindung des gastraln Mesoderms mit dem Entoderm hat sich vollständig gelöst und das Darmentoderm geht unmittelbar in das zur Falte erhobene Chordaentoderm über. Das gastrale Mesoderm zeigt eine ansehnliche Dicke und geht, ganz allmählich sich verjüngend, nach der Peripherie in das dünne peristomale Mesoderm über, das seine Verbindung mit dem Entoderm des Blastodermrandes noch bewahrt hat (*pm*). Das peristomale Mesoderm behält also seine Verbindung mit dem Entoderm länger bei als das gastrale. Diese Thatsache ist, wie wir sehen werden, von großer allgemeiner Bedeutung. Das Mesoderm beginnt sich, ungefähr an der Grenze zwischen Embryonalanlage und außerembryonalem Blastoderm, in zwei Schichten zu ordnen.

Verfolgt man die Serie, welcher der Schnitt der Fig. 4 entnommen ist, zunächst nach rückwärts, so bemerkt man, dass die Chordafalte etwas niedriger und die Chordarinne breiter wird und dass diese schließlich in das hintere Ende der Rückenrinne, also der Vorläuferin der Medullarrinne, umbiegt. Diese Umbiegungsstelle entspricht natürlich der Randkerbe der Keimscheibe. Rechts und links neben der Randkerbe, also dort, wo das gastrale Mesoderm in das peristomale übergeht, tritt das Mesoderm wieder mit dem

Entoderm in Verbindung. Verfolgt man die Serie von dem abgebildeten Schnitte aus nach vorn, so sieht man die Chordafalte noch etwas höher werden und sich noch stärker gegen den Boden der hier sehr tief eingesenkten Rückenrinne empordrängen. Noch weiter nach vorn wird sie wieder etwas niedriger und hört beiläufig unter dem Vorderende der Rückenrinne auf. Daher fehlt sie an Querschnitten durch den vordersten Theil der Embryonalanlage, welcher die »Kopffalte« BALFOUR's trägt. Daraus ist aber nicht der Schluss zu ziehen, dass sie im Kopfe fehle; denn der Name »Kopffalte« thut doch nichts zur Sache.

Abgesehen von diesen Verhältnissen sieht man bei der Verfolgung der Serie nach vorn wieder wie früher das peristomale und gastrale Mesoderm sich von einander trennen. Das gastrale Mesoderm umschließt jetzt im Kopfende eine deutliche, ziemlich geräumige, aber nicht scharf begrenzte Höhle. Das Ektoderm des Vorderendes zeigt die beiden mächtigen, hoch erhobenen Rückenwülste, die, entsprechend der »Kopffalte«, in einander fließen und einen einzigen Wulst bilden, der endlich noch weiter nach vorn in den früher erwähnten kurzen Fortsatz übergeht. Das Mesoderm reicht nicht bis in diesen Fortsatz; er besteht also nur aus Ektoderm und Entoderm.

An die Beschreibung dieses Stadiums will ich noch ein paar Worte über ein etwas jüngeres Stadium anschließen, ein Stadium, das ungefähr die Mitte zwischen den Stadien *B* und *C* BALFOUR's hält. An den durch die hintere Hälfte der Embryonalanlage geführten Schnitten sieht man Verhältnisse, welche einerseits denen der Fig. 2, andererseits denen der Fig. 4 ähnlich sind; sie gleichen denen der Fig. 4 mit Rücksicht auf die Embryonalanlage, denen der Fig. 2 mit Rücksicht auf den außerembryonalen Theil der Keimscheibe. Ektoderm und Entoderm erscheinen also im außerembryonalen Keimscheibenbezirke solcher Querschnitte fast eben so dick wie im embryonalen und auch das Mesoderm zeigt keine so bedeutende Abflachung wie in dem vorher beschriebenen Stadium. Erst auf den Schnitten, welche durch die vordere Hälfte der Embryonalanlage gehen, nehmen die Keimblätter im außerembryonalen Bezirke ganz allmählich die in Fig. 4 dargestellte Beschaffenheit an. Daraus und aus einem Vergleiche mit jüngeren Stadien geht hervor, dass die Abflachung der Keimscheibe von vorn nach hinten fortschreitet.

Zum Schlusse lasse ich die Beschreibung eines Embryo aus

dem Stadium *D* BALFOUR's folgen. Die BALFOUR'sche Beschreibung und Abbildung sind auch hier wieder nicht ganz genau; nicht viel besser ist die von HIS gegebene Darstellung. BALFOUR giebt an, der Embryo *D* habe zum mindesten zehn Urwirbel gehabt. HIS zeichnet an dem etwas jüngeren Embryo seiner Fig. 3 noch gar keinen, an dem Embryo seiner Fig. 4 vier Urwirbel. Ich schließe aus meinen Beobachtungen, dass der Embryo der Fig. 3 ungefähr vier, jener der Fig. 4 mindestens acht Urwirbel hatte. Der Embryo, an dessen Beschreibung ich mich halten werde, hatte wahrscheinlich gleichfalls acht Urwirbel. An Querschnittserien lässt sich die Urwirbelzahl zu dieser Zeit nicht mit Sicherheit eruiren. Ich schließe auf acht Urwirbel nach einer Sagittalschnittserie durch einen etwas jüngeren Embryo, der sieben<sup>1</sup> Urwirbel hatte. Ein etwas älterer Embryo zeigte elf Urwirbel. Wann die Urwirbelbildung beginnt, weiß ich nicht; ich vermuthe gegen Ende des Stadiums *C*. Jedenfalls geht sie vom gastraln Mesoderm aus, nicht, wie unlängst RÜCKERT<sup>2</sup> mitgetheilt hat, vom peristomalen des hinteren Blastodermrandes. Wenn ich den erwähnten Embryo mit sechs oder sieben Urwirbeln der Länge nach in hundert gleiche Theile theile, so fällt die hintere Grenze des letzten Urwirbels etwa auf den Theilstrich 27, von hinten gerechnet, so dass also in dem ganzen langen Abschnitt von hier bis zum hinteren Blastodermrande das Mesoderm unsegmentirt ist. Hätte die Urwirbelbildung am hinteren Blastodermrande begonnen, so müsste in diesem Abschnitte die Segmentirung wieder verschwunden sein, eine Annahme, die ganz unstatthaft ist. Ich hebe die Thatsache, dass die Urwirbelbildung vom gastraln, nicht vom peristomalen Mesoderm ausgeht, desshalb so scharf hervor, weil ich sie, wie später noch ausgeführt werden soll, für die ganze Auffassung des Mesoderms für wichtig halte.

Ich gebe zunächst eine Beschreibung des Oberflächenbildes eines Embryo mit sieben Urwirbeln und lasse dann die Beschreibung einer Querschnittserie durch einen, nur wenig älteren Embryo folgen. Der Embryo hat eine Länge von 1,6—1,7 mm bei einer Breite des Kopfes von 0,7 mm. Das Kopfbende hebt sich scharf vom Dotter

<sup>1</sup> Bei der Zählung der Urwirbel ist man immer in einiger Verlegenheit; als letzten bezeichne ich immer den letzten nach hinten scharf abgegrenzten Urwirbel. Über die Frage, was man als ersten Urwirbel zu bezeichnen hat, werde ich später berichten.

<sup>2</sup> J. RÜCKERT, Über die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887. Nr. 4.

ab, das Schwanzende geht in zwei durch die Randkerbe von einander getrennte, rundliche Knötchen (»Schwanzknospen«, »tail-swellings«, »protubérances caudales«) aus. Aus einem gleich zu erwähnenden Grunde gebrauche ich von nun an statt der Bezeichnungen »Rückenwülste und Rückenrinne« die Bezeichnungen »Medullarwülste und Medullarrinne«. Die beiden Medullarwülste haben die Form einer Spatel, deren breites Ende nach vorn gerichtet ist; in der Mitte sind sie am schmalsten und laufen nach hinten, sich wieder etwas verbreiternd, in die Schwanzknospen aus. Sie werden in der Mittellinie durch die seichte Medullarrinne von einander geschieden; am Kopfende ist der Boden der Rinne abgeflacht oder springt selbst mit geringer sagittaler Wölbung vor. Die Ränder der Medullarwülste sind am Kopfende leicht nach unten abgebogen. Die Form der Medullarwülste bestimmt die Form der ganzen Embryonalanlage. Die Seitenflächen des Embryo fallen ziemlich steil nach außen ab, um so steiler, je weiter nach vorn; an der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel richten sie sich senkrecht auf, um noch weiter vorn nach unten mit einander zu konvergieren und schließlich dort, wo das Kopfende vom Blastoderm abgelöst ist, bogenförmig in einander überzugehen. Am Kopftheil der Embryonalanlage werden sie aber von den breiten Medullarwülsten vollständig überlagert und sind daher bei der Ansicht von oben nicht sichtbar.

Eine Querschnittserie giebt folgende Bilder: Einen Schnitt aus der Mitte des Embryo zeigt Fig. 5 Taf. VII. Am Ektoderm sieht man zunächst die dicken, am Boden der Medullarrinne kontinuierlich in einander übergehenden Medullarplatten; nach außen setzen sie sich ziemlich scharf vom übrigen Ektoderm ab. So lange keine solche Grenze existirt, so lange also die Verhältnisse sich so darstellen, wie in den Fig. 1—4 der Taf. VII, spreche ich nicht von Medullarwülsten und Medullarplatten, sondern von Rückenwülsten und Rückenplatten. Vom Entoderm hat sich die Chorda vollständig losgelöst; sie stellt einen rundlichen Strang dar, der gegen den Boden der Medullarrinne etwas vorspringt. Nach hinten geht die Chorda allmählich in das Entoderm über, so dass man hier Bilder bekommt, ähnlich dem der Fig. 4. Es findet sich also hier noch eine Chordarinne, welche gerade so wie früher an der Randkerbe in das Hinterende der Medullarrinne umbiegt. Eine Theilung der Chordaanlage in zwei Hälften und ein Übergang jeder Hälfte in die Schwanzknospe ihrer Seite kommt nicht vor. Ich weiß nicht, wie His zu dieser, zu seinen theoretischen Betrachtungen so sehr stimmenden Angabe

gekommen ist. Gegen das vorderste Körperende scheint die Chorda, ähnlich wie hinten, noch mit dem Entoderm zusammenzuhängen. Das Mesoderm der Embryonalanlage lässt zwei Abschnitte unterscheiden: die Urwirbel und Seitenplatten (Fig. 5 *uw* und *sp*). Beide gehen kontinuierlich in einander über. In den Urwirbeln beginnen die Zellen aus einander zu weichen und eine Höhle, die Urwirbelhöhle (*uh*), zu umschließen. In den Seitenplatten ordnen sich die Zellen gleichfalls in zwei Schichten; die indess dicht auf einander liegen und keine eigentliche Höhle begrenzen.

Ich habe noch ein paar Worte über die Urwirbel zu sagen. Diese nehmen von hinten nach vorn rasch an Größe zu und zwar in allen Dimensionen. Es ist also der erste der größte, der letzte der kleinste. Damit geht auch die Geräumigkeit der Urwirbelhöhle Hand in Hand; sie ist am größten im ersten Urwirbel, wird hinten kleiner und fehlt vollständig in den letzten. Der erste Urwirbel ist nach vorn nicht in der Weise abgegrenzt, wie die übrigen und erscheint eigentlich nur in seinem hintersten Ende einem Urwirbel ähnlich; vorn geht er in einen langen, bis in das vordere Kopfende reichenden Fortsatz über, in den sich die Höhle vom Urwirbel aus fortsetzt.

Hinsichtlich der Litteratur bemerke ich vor Allem, dass meine Darstellung der Mesoderm- und Chordaentwicklung in allen wesentlichen Punkten mit derjenigen RÜCKERT's übereinstimmt, sowie ich denn überhaupt die Arbeit RÜCKERT's als die beste über diesen Gegenstand bezeichnen muss. Im Einzelnen ergeben sich freilich Differenzen, auf die ich aber nicht einzugehen beabsichtige. Manche dieser Differenzen mögen auf die verschiedene Behandlung der Embryonen zurückzuführen sein. Wie sehr die in Neapel mit so großer Vorliebe verwendete concentrirte wässerige Sublimatlösung die Embryonen schrumpfen macht, erfährt man erst, wenn man die durch solche Härtung erhaltenen Bilder mit denen vergleicht, die man bei schonenderer Behandlung erhält.

RÜCKERT hat zuerst zwischen »peripherem und axialem Mesoblast« unterschieden. Der »periphere Mesoblast« entspricht meinem peristomalen, der »axiale« meinem gastraln Mesoderm. Die von RÜCKERT gebrauchten Bezeichnungen passen nur für die Mesoderm-entwicklung der Selachier und, wie ich vermurthe, auch der Knochenfische, nicht aber für diejenige der übergroßen Mehrzahl der Wirbelthiere; ich habe sie daher durch solche Ausdrücke ersetzt, welche, wie später gezeigt werden soll, auf alle Wirbelthiere

Anwendung finden können. Von den vielen kleinen Differenzen gegenüber den RÜCKERT'schen Angaben hebe ich nur eine, vielleicht etwas wichtigere hervor. RÜCKERT giebt an, dass ein »peripherer Mesoblast« auch am Vorderrande des Blastoderms zur Ausbildung komme; ich kann dies nicht bestätigen und vermuthen, dass hier eine Verwechslung mit dem Entoderm des Umschlagsrandes vorliege.

Die Ergebnisse der in mancher Hinsicht recht sorgfältigen Arbeit SWAEN's über die Mesodermbildung von *Torpedo ocellata* weichen in nicht unerheblichem Grade von den meinigen ab. Ich kann mich mit seinen Ausführungen und Anschauungen nicht einverstanden erklären.

Die älteren Arbeiten BALFOUR's und AL. SCHULTZ' sind, was die Mesodermentwicklung betrifft, wohl durch die Arbeit RÜCKERT's weit überholt.

Etwas eingehender muss ich bei der schon mehrmals erwähnten Abhandlung HIS' »über die Bildung der Haifischembryonen« verweilen. Die Abhandlung ist zwar schon im Jahre 1877 erschienen, also zwischen dem Erscheinen des »Preliminary account« und der ausführlichen Monographie BALFOUR's; es könnte daher überflüssig erscheinen, darauf zurückzukommen. Indess sind die darin vorgetragenen Anschauungen von solcher Tragweite für die Gesamtaufassung der Entwicklung des Wirbelthierkörpers, dass ich eine Kritik derselben nicht unterlassen kann. HIS ist der Ansicht, dass bei den Haien, ähnlich wie er dies früher schon für die Knochenfische nachzuweisen versucht hatte, »der Körper durch axiale Verwachsung von zwei im Randwulste angelegten Hälften« entstehe. Als Beweise führt HIS an: erstens »die unmittelbare Evidenz«, zweitens die »Maßverhältnisse« der Embryonen in den einander folgenden Entwicklungsstadien und drittens die Verhältnisse an Durchschnitten. Was zunächst die »unmittelbare Evidenz« betrifft, so gebe ich gern zu, dass sie einer solchen Auffassung nicht ungünstig ist; aber auch BALFOUR hat eine große Menge von Embryonen gesehen und doch eine ganz andere Ansicht vertreten. Wenn ich meine eigene Erfahrung sprechen lassen darf, so muss ich mich ganz der BALFOUR'schen Auffassung anschließen und bemerken, dass mich die »unmittelbare Evidenz« von der Richtigkeit der HIS'schen Auffassung nicht überzeugt hat; sie schien mir für die vorliegende Frage ohne Belang zu sein. Was zweitens »die Maßverhältnisse« betrifft, so wird durch die Abnahme zahlreicher Maße und die Berechnung der Wachstumsprocente meiner Ansicht nach »die unmittelbare Evidenz«

nur in Zahlen umgesetzt, ohne dass ein neuer Beweis für die vortragene Auffassung erbracht würde. Was endlich die Verhältnisse an Durchschnitten betrifft, so sprechen dieselben entschieden gegen die His'sche Auffassung. Von besonderer Wichtigkeit erscheint mir in dieser Beziehung das oben geschilderte Verhalten des hinteren Chordaendes. Die Chorda oder Chordaanlage erscheint nie hinten geteilt, wie sie es sein müsste, wenn die Auffassung His' richtig wäre. Auch sonst spricht nichts zu Gunsten einer axialen Verwachsung der beiden Randwulsthälften. Es wurde bereits oben hervorgehoben, dass die Urwirbelbildung nicht vom peristomalen, sondern vom gastraln Mesoderm ausgeht und dass sie in beträchtlicher Entfernung vom Blastodermrande aufhört. Interessant ist auch, abgesehen von der schon früher kritisierten Angabe His', die allgemeine Auffassung der Chorda. Es heißt da: »Nach ihrer Entstehungsgeschichte und mit Beziehung auf den Körper ist die Chorda dorsalis als dessen axiale Längsnaht zu bezeichnen; mit Beziehung auf den Gesamtkeim repräsentirt sie einen Theil der verwachsenen Lippen des Blastoporus (oder für die Gasträatheoretiker der verwachsenen Lippen des Urmundes)«. Ich weiß nicht, ob jemals ein »Gasträatheoretiker« an diese Möglichkeit gedacht hat.

Was endlich den Versuch betrifft, die Verwachsung des Körpers aus zwei Anfangs getrennten Hälften als einen tiefgreifenden auch für die Würmer und Arthropoden gültigen Process nachzuweisen, so dürfte derselbe wohl auf eine irrige Auffassung der Beobachtungen KOWALEVSKY's zurückzuführen sein.

b) Vögel. Die Untersuchungen über die Mesodermbildung der Vögel wurden zumeist an Hühnerkeimscheiben ausgeführt; spätere Stadien wurden auch an Keimscheiben der Taube untersucht.

Ich gehe bei der Beschreibung wieder von demjenigen Stadium aus, welches man als das Höhestadium der Mesodermbildung bezeichnen kann. Es entspricht dem Stadium II, Fig. 6 bei His oder dem Stadium der Fig. 3 bei DUVAL. Dieses Stadium pflegt am Ende des ersten Tages der Bebrütung erreicht zu werden; jedoch kann es sich auch bei ganz normaler Entwicklung bis gegen die dreißigste Stunde hinziehen, sowie es andererseits schon um die sechzehnte Stunde angetroffen werden kann. Ja, in einem Falle habe ich es schon an einem zehn Stunden bebrüteten Ei beobachtet; solche Fälle sind indessen seltene Ausnahmen. Der Primitivstreifen hat zu dieser Zeit das Maximum seiner Länge erreicht; vor demselben sieht man den »Kopffortsatz« von etwas mehr als halber



Länge des Primitivstreifens, vor diesem die bogenförmige »vordere Keimfalte« und endlich vor dieser die »vordere Außenfalte« (HIS). Eine Querschnittserie einer solchen Keimscheibe giebt von vorn nach hinten folgende Bilder. Zunächst sieht man an den Schnitten, welche gerade noch durch den dunklen Fruchthof gehen, das Ektoderm als eine einschichtige, ziemlich dünne Lamelle niedriger Zellen über das dicke Lager der Dotterzellen hinwegziehen; die Ektodermzellen sind in der Mitte des Schnittes ein klein wenig höher und ihre Kerne stehen näher an einander als in den Seitentheilen des Schnittes; die Entodermzellen, die man wegen ihres großen Reichthums an Dotterkugeln als Dotterzellen bezeichnen kann, lassen eine Abgrenzung gegen einander in keiner Weise erkennen. Ihre Größe lässt sich nur aus dem Abstände der Kerne annäherungsweise bestimmen. Die Form ihrer Kerne ist einer großen Veränderlichkeit unterworfen; in der Regel kugelig, können sie durch den Druck der Umgebung ihre Gestalt nach jeder Richtung ändern. Sie liegen nicht in gleicher Höhe, sondern sind anscheinend regellos zerstreut. Alle diese Eigenthümlichkeiten: das Fehlen bestimmter Zellgrenzen, die Variabilität der Form und die anscheinend regellose Vertheilung der Kerne sind die Folgen der Aufnahme des Nahrungsdotters durch diese Zellen. Wir sehen ganz dieselben Eigenthümlichkeiten überall dort auftreten, wo zusammenhängende Epithelmembranen fremde Substanzen in großer Menge aufnehmen. Ich brauche nur an die den Dotter resorbirenden Entodermzellen der Arthropoden oder an die eigenthümlichen, aus einem Theile des primitiven Entoderms hervorgehenden »Eiweißzellen« der Gastropodenembryonen zu erinnern. Ein Mesoderm ist an den Schnitten, welche vor der Embryonalanlage durch den dunklen Fruchthof gehen, nirgends zu sehen.

Weiter hinten, an Schnitten, welche ungefähr durch die Mitte zwischen vorderer Grenze der Area pellucida und Vorderende des Kopffortsatzes hindurchgehen, besteht das Ektoderm in der Mitte aus einem einschichtigen hohen Cylinderepithel, das sich überall sehr scharf vom unterliegenden Entoderm absetzt; nach den Seiten werden die Zellen allmählich niedriger, um schließlich in die ganz flachen Zellen des Ektoderms des dunklen Fruchthofes überzugehen. Auch hier findet sich nirgends eine Verbindung mit dem Entoderm. Dieses besteht innerhalb der Area pellucida aus ziemlich niedrigen, vakuolenhaltigen Zellen, die sich nach unten sehr scharf abgrenzen, nach oben jedoch häufig in unregelmäßige Fortsätze ausgehen. Nach den Seiten, also gegen die Area opaca, geht dieses flache Entoderm

ziemlich rasch, aber nicht ganz unvermittelt in das dicke Dotter-entoderm über, dessen Charaktere oben beschrieben wurden. Von einem Mesoderm ist auch an Schnitten durch diese Gegend nichts zu sehen.

An Schnitten durch das vorderste Ende des Kopffortsatzes beginnt sich am Entoderm eine Besonderheit bemerkbar zu machen. Dieses zeigt nämlich in der Mitte des hellen Fruchthofes, also genau dem Kopffortsatze entsprechend, eine leichte Verdickung, welche dadurch zu Stande kommt, dass die Zellen hier nicht mehr in einfacher Schicht neben einander liegen, sondern eine zum mindesten zwei Zellen dicke Platte bilden, welche nach den Seiten ganz allmählich in das einschichtige Entoderm ausläuft. An der unteren, dem Dotter zugewendeten Seite dieser Platte sehe ich zuweilen eine seichte Depression, doch bin ich nicht im Stande, zu sagen, ob dieselbe eine konstante Erscheinung ist.

Schnitte durch die Mitte des Kopffortsatzes geben Bilder, wie ein solches auf Taf. VIII Fig. 1 wiedergegeben ist; Fig. 2 stellt einen Schnitt durch die hintere Hälfte des Kopffortsatzes dar; endlich Fig. 7 einen Schnitt durch dieselbe Gegend wie Fig. 2, nur bei schwächerer Vergrößerung und in weiterer Ausdehnung. Ich beginne der Übersichtlichkeit wegen mit der Beschreibung der Fig. 2 und 7.

Wir sehen zunächst am Ektoderm in der Mitte eine seichte Furche, die wir wieder als Rückenfurche oder Rückenrinne bezeichnen wollen. Dieselbe wird von den beiden, zu dieser Zeit allerdings noch ganz schwach ausgeprägten Rückenwülsten begrenzt. Im Bereiche der Embryonalanlage, also der Mitte der Area pellucida entsprechend, besteht das Ektoderm aus hohen Cylinderzellen, die so dichtgedrängt stehen, dass ihre Kerne nicht alle in gleicher Höhe Platz finden, wodurch wieder hier und da der Eindruck einer Mehrschichtigkeit hervorgerufen wird. Nach den Seiten, gegen die Peripherie des hellen Fruchthofes, gehen die Cylinderzellen ganz allmählich in niedrigere Zellformen über und im dunklen Fruchthofe finden wir wieder die früher erwähnten ganz platten Elemente. Das Entoderm zeigt unter dem Boden der Rückenrinne eine mächtige Verdickung (kf Fig. 2 und 7), die nach vorn langsam schwächer wird (Fig. 1) und endlich gegen das Vorderende des Kopffortsatzes in die oben beschriebene Zellplatte ausläuft. Der Kopffortsatz (kf) ist vom Ektoderm ungemein scharf geschieden und nicht selten findet man zwischen beiden einen mehr oder weniger ansehnlichen

Spaltraum (vgl. Fig. 2); er stellt in der That nur den medianen stark verdickten Theil des Entoderms dar, der sich nach den Seiten sowohl in den dünnen Theil dieses Keimblattes, als auch ins Mesoderm fortsetzt. Der dünne Theil des Entoderms besteht aus sehr flachen, auf dem Schnitte spindelförmigen Zellen (Fig. 1 und 2 *ent*) mit ziemlich weit von einander abstehenden Kernen; nach der Peripherie des hellen Fruchthofes werden die Zellen höher und bekommen ein vakuoliges Aussehen, um schließlich in die Dotterzellen des dunklen Fruchthofes überzugehen (Fig. 7 *Dz*). Ziemlich regelmäßig sieht man an der Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthof im Entoderm Hohlräume (vgl. Fig. 7), die sich, wie eine Durchmusterung solcher Serien lehrt, bald hinten, bald vorn nach unten öffnen. Das Mesoderm (Fig. 1 und 2 *mes*), das gleichfalls als eine unmittelbare Fortsetzung der medianen Entodermplatte erscheint, zieht über die ganze Breite des hellen Fruchthofes hinweg und reicht sogar eine Strecke weit in den dunklen Fruchthof hinein, um hier über den Dotterzellen mit scharfem Rande zu endigen (Fig. 7 *fm*). In dieser ganzen Ausdehnung steht es weder mit dem Ektoderm noch mit dem Entoderm in irgend einer Verbindung. Es nimmt von vorn nach hinten an Mächtigkeit zu und besteht aus spindelförmigen oder sternförmigen Zellen, zwischen denen sich ab und zu größere, kugelige Elemente mit reichlichen Dotterkörnchen finden.

Dieses Bild wiederholt sich an allen folgenden Schnitten bis zum Vorderende des Primitivstreifens. Hier aber beginnen andere Verhältnisse. Zunächst zeigt die mediane Entodermplatte eine leicht asymmetrische Vertheilung ihrer Masse, indem sie rechts etwas mächtiger erscheint als links. Im Zusammenhange damit zeigt auch die Fortsetzung der Rückenrinne eine leichte Asymmetrie, indem sie sich links etwas tiefer einsenkt als rechts. Wenige Schnitte hinter der Stelle, an der sich diese Eigenthümlichkeiten zuerst bemerkbar machen, verschmilzt das Ektoderm des Bodens der Rückenrinne mit der dorsalen Fläche der Entodermplatte; dadurch kommt das Bild der Fig. 3 zu Stande. Dieses Bild wiederholt sich so konstant an allen meinen Serien durch Keimscheiben dieses, sowie etwas jüngerer oder älterer Stadien, dass es nicht zweifelhaft erscheinen kann, dass wir hier einem ganz normalen Verhalten gegenüberstehen. Wir finden also stets dieselbe an der Fig. 3 deutlich erkennbare Asymmetrie. Es gehen hier alle drei Keimblätter eine Verschmelzung ein.

Auf den nächsten zehn bis fünfzehn Schnitten (bei einer Schnittdicke von  $\frac{1}{130}$  mm) bereiten sich wieder andere Verhältnisse vor.

Wir finden nämlich, dass die Mittellinie der hinteren Hälfte der Keimscheibe, also desjenigen Theiles, der den Primitivstreifen trägt, nicht der Mittellinie der vorderen Hälfte, welche den Kopffortsatz einschließt, entspricht. Es setzt sich also die Rückenrinne auch nicht einfach in die Primitivrinne fort, sondern diese beginnt etwas nach links von der hinteren Verlängerung der Mitte des Bodens der Rückenrinne. Diese Verhältnisse sind mit Rücksicht auf ein etwas späteres Stadium recht gut bei KÖLLIKER, Fig. 29 seines Lehrbuches, und bei DUVAL Fig. 4 in Oberflächenansicht wiedergegeben. His scheint darauf nicht geachtet zu haben und seine Figuren entsprechen auch nicht dem wahren Sachverhalte. Verfolgen wir also vom Schnitte der Fig. 3 an die Serie nach hinten, so sehen wir, dass sich die tiefste Stelle der in Fig. 3 rechts von der Mittellinie sichtbaren Furche in die Primitivrinne (*pr*) der Fig. 4 fortsetzt. Dabei bleiben die drei Keimblätter in der Mitte verschmolzen.

Der Schnitt der Fig. 4 geht ungefähr durch die Stelle, an welcher das vordere an das mittlere Drittel des Primitivstreifens stößt. Wir sehen zunächst die Primitivrinne (*pr*), eingefasst von den Primitivwülsten oder Primitivfalten (*pw*). Das Ektoderm steht hier in untrennbarem Zusammenhange mit einer ansehnlichen Zellmasse, die nach den Seiten in das mehrschichtige Mesoderm, das hier ungefähr dieselbe Dicke hat wie im hinteren Theil des Kopffortsatzes, und in das flache, einschichtige Entoderm ausläuft. So weit der Schnitt abgebildet ist, sind Entoderm und Mesoderm nicht von einander gesondert (*mes + ent*); die Trennung erfolgt erst weiter lateralwärts.

In der hinteren Hälfte des Primitivstreifens ändert sich das Bild abermals, indem sich die Verbindung der mittleren Schicht mit dem Entoderm löst (Fig. 5), wogegen jene des Ektoderms und Mesoderms erhalten bleibt. Die Entodermzellen enthalten hier viele kleine Vakuolen. Dieses Bild wiederholt sich mit kaum nennenswerthen Modifikationen durch die ganze hintere Hälfte des Primitivstreifens. Erst hinter diesem, wo also mit dem Verschwinden des Primitivstreifens auch die Primitivrinne und die Primitivwülste verschwunden sind, ändern sich wieder die Beziehungen der drei Keimblätter. Wir sehen hier (Fig. 6) alle drei Keimblätter scharf von einander geschieden. Das Ektoderm ist zu einer dünnen Lamelle geworden, die zwar in der Mitte noch etwas dicker ist als an den Seiten, aber von den früheren Eigenthümlichkeiten nichts mehr erkennen lässt. Es zieht vollkommen glatt über das Mesoderm hinweg. Das Entoderm zeigt Verhältnisse, wie sie sich auch sonst beim Übergange

der Area pellucida in die Area opaca darstellen. Das Mesoderm besteht aus unregelmäßigen, mit Fortsätzen versehenen Zellen, zwischen denen ziemlich zahlreiche größere, kugelige, mit feinen Dotterkörnchen erfüllte Elemente liegen. Gegen den dunklen Fruchthof schwindet das Mesoderm; dafür treten die ersten Spuren der Blutinseln auf, welche tief in die obere Fläche des Dotterentoderms eingesenkt sind. Ich gehe indessen auf diese Verhältnisse hier nicht näher ein, da sie einerseits mit der Frage nach dem Ursprung des Mesoderms nicht in Beziehung stehen und ich andererseits die Absicht habe, die Bildung des Blutes, über welche meine Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind, in einer späteren Arbeit zu erörtern.

Ich lasse nun in Kürze eine Beschreibung jüngerer und älterer Stadien folgen. An jüngeren Keimscheiben mit sehr kurzem, eben erst angedeutetem Kopffortsatz ist von Rückenrinne und Rückenwülsten noch nichts zu sehen. Das Ektoderm zieht ganz glatt über den vorderen Theil der Keimscheibe hinweg, zeigt aber schon jetzt in der Mitte, der späteren Embryonalanlage entsprechend, viel höhere Zellen als nach den Seiten, wo es in den flachen außerembryonalen Theil des Ektoderms übergeht. Das Entoderm zeigt in der ganzen Ausdehnung des Kopffortsatzes diejenigen Verhältnisse, welche in dem früher beschriebenen älteren Stadium nur am vordersten Ende desselben zu sehen waren. Es ist also in der Mitte verdickt und läuft nach den Seiten allmählich dünn aus. Überall ist es vom Ektoderm sehr scharf gesondert. In den hinteren zwei Dritteln des hellen Fruchthofes, also in demjenigen Theil, welcher den Primitivstreifen trägt, stellen sich die Verhältnisse ähnlich den früher geschilderten dar. In Betreff des Mesoderms ist nur hervorzuheben, dass es viel weniger dick ist und sich weniger weit ausbreitet, als an jenen älteren Keimscheiben; es reicht gerade nur bis an den Rand des hellen Fruchthofes.

An etwas älteren Keimscheiben, solchen, die unmittelbar vor der Bildung der Chorda stehen, sieht man zunächst im Bereiche des Kopffortsatzes eine tiefe Rückenrinne von entsprechend hohen Rückenwülsten begrenzt. Die Rinne ist vorn am tiefsten und läuft ziemlich rasch gegen das Vorderende des Primitivstreifens flach aus. Von Medullarwülsten spreche ich aber auch hier so lange nicht, als das Ektoderm noch ganz allmählich gegen die Peripherie an Höhe abnimmt und eine Abgrenzung von Medullarplatten nicht erfolgt ist. Vom Vorderende des Primitivstreifens an bieten Serien durch solche

Keimscheiben wesentlich die früher geschilderten Bilder. Das Mesoderm reicht zu dieser Zeit um ein Geringes weiter in den dunklen Fruchthof hinein als früher.

Dem Gesagten zufolge haben wir also am Mesoderm einer Hühnerkeimscheibe vom Ende des ersten Tages zwei Theile zu unterscheiden: erstens das Mesoderm, das vom Kopffortsatze ausgeht, und zweitens das Mesoderm, das vom Primitivstreifen ausgeht; beide Theile gehen am Vorderende des Primitivstreifens kontinuierlich in einander über, sie setzen sich in einander fort. Außer im Kopffortsatz und im Primitivstreifen findet sich nirgends eine Verbindung des Mesoderms mit den primären Blättern; an der Peripherie hört das Mesoderm mit scharfem Rande zwischen Ektoderm und Entoderm auf.

Es soll später eine Deutung dieser Befunde gegeben werden.

Meine Darstellung stimmt in vielen Punkten mit den Mittheilungen überein, die DUVAL, GASSER, GERLACH und BALFOUR und DEIGHTON gegeben haben; sie weicht dagegen von der von KÖLLIKER, BRAUN, KOLLER und vielen anderen Autoren gegebenen Darstellung sehr wesentlich ab. Ich will nicht zu zeigen versuchen, wie die gegentheiligen Angaben, so weit sie sich auf Beobachtungen stützen, mit den hier mitgetheilten Befunden in Einklang gebracht werden können; es ist vielmehr meine Absicht, nur diejenigen Arbeiten zu berücksichtigen, die zu ähnlichen Resultaten, wie meine eigene, geführt haben. Die Resultate DUVAL's<sup>1</sup> will ich mit seinen eigenen Worten anführen, da sich daran am besten eine Kritik anknüpfen lässt. DUVAL sagt: »Les connexions des trois feuillets du blastoderme sont très-différentes dans la zone tergale et dans la région de la ligne primitive: dans la zone tergale le feuillet externe est nettement délimité, sans connexions avec le feuillet moyen, tandis que le feuillet interne et le feuillet moyen sont plus ou moins confondus; dans la région de la ligne primitive, c'est au contraire le feuillet interne qui est nettement limité, tandis que le feuillet moyen adhère au feuillet externe dans toute la longueur du fond de la gouttière primitive. Cette disposition permet de penser que le feuillet moyen se forme par de processus différents dans chacune des ces régions: dans la zone tergale il proviendrait du feuillet interne; dans la région de la ligne primitive il proviendrait du feuillet

<sup>1</sup> MATHIAS DUVAL, Études sur la ligne primitive de l'embryon du poulet. Ann. d. scienc. nat. Tome VII. 1878.

externe; ou tout au moins peut-on dire qu'il se forme dans la première zone aux dépens d'une masse primitive qui lui est commune avec le feuillet interne, et dans la seconde région: aux dépens d'une masse primitive, qui lui est commune avec le feuillet externe.« DUVAL unterscheidet also ganz richtig am Mesoderm je nach seiner Genese im vorderen Theil der Keimscheibe und im Bereiche des Primitivstreifens zwei Theile; aber ich halte den daraus gezogenen Schluss, dass es dort aus dem Entoderm, hier aus dem Ektoderm hervorgehe, nicht für berechtigt. Viel richtiger ist es zu sagen, dass es vorn aus einer Zellmasse hervorgeht, die ihm mit dem Entoderm gemeinsam ist, hinten aus einer Masse, die mit dem Ektoderm in innigster Verbindung steht. DUVAL hat die Schwierigkeiten nicht bedacht, welche sich aus dem Schlusse, dass das Mesoderm vorn aus dem Entoderm, hinten aus dem Ektoderm entspringe, für die Gesamtauffassung des Mesoderms erheben. KÖLLIKER hat in seiner Abhandlung über die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens bemerkt, er vermisse in DUVAL's Arbeit genaue Belege für seine Angaben. So weit diese Bemerkung die Schnittbilder DUVAL's betrifft, kann ich derselben nur zustimmen; ich habe selten schlechtere Abbildungen gesehen; sie stehen in merkwürdigem Gegensatz zu den trefflichen Oberflächenansichten, die dieser Autor in derselben Arbeit gegeben hat.

Zu etwas anderen Resultaten als DUVAL ist GASSER in seiner vortrefflichen Arbeit über den »Primitivstreifen bei Vogelembryonen«<sup>1</sup> gelangt. Er sagt: Das Mesoderm entsteht »a) im Primitivstreifen aus Ektoderm und Entoderm; b) in den Seitentheilen der Area pellucida aus Entoderm, allerdings, wie es scheint, etwas sparsamer.... In dem vorderen Theil der Keimscheibe als Kopffortsatz aus dem Entoderm; c) aus dem Keimwall (Gefäßblatt His)«. GASSER lässt also das Mesoderm nicht ausschließlich aus einer axialen Anlage hervorgehen (aus dem Kopffortsatz und dem Primitivstreifen), sondern auch aus einer peripherischen (aus den Seitentheilen der Area pellucida und dem Keimwall). Während ich in ersterer Beziehung mit GASSER übereinstimme, muss ich eine peripherische Anlage durchaus in Abrede stellen. Was den Ursprung aus den Seitentheilen der Area pellucida betrifft, so kann ich nur auf das verweisen, was ich oben über das Verhalten des Mesoderms im hellen Fruchthofe gesagt habe; eine Verbindung mit einem der primären Blätter ist hier nirgends nachzuweisen. Gerade in der Peripherie der Area

<sup>1</sup> Kassel 1879.

pellucida, an der Grenze gegen die Area opaca, nehmen die Entodermzellen Charaktere an, durch welche sie sich sehr scharf von den über ihnen hinwegziehenden Mesodermzellen unterscheiden. Die andere Angabe GASSER's, dass auch aus dem Keimwall neue Mesodermelemente entstehen, beruht allem Anscheine nach auf einer Verwechslung der ersten Blutinselanlagen mit Mesodermzellen; eine ausführlichere Berücksichtigung dieser Angabe kann daher hier unterlassen werden.

Am meisten stimmen meine Beobachtungen mit denen BALFOUR's und DEIGHTON's<sup>1</sup> überein. Diese beiden Forscher unterscheiden am Mesoderm des Hühnchens dieselben beiden Abschnitte, welche ich unterschieden habe und kommen über den Ursprung derselben zu folgenden Schlüssen: »The first part of the mesoblast to be formed is that which arises in connection with the primitive streak. This part is in the main formed by a proliferation from an axial strip of the epiblast along the line of the primitive streak, but in part also from a simultaneous differentiation of hypoblast cells also along the axial line of the primitive streak. The two parts of the mesoblast so formed become subsequently indistinguishable. The second part of the mesoblast to be formed is that which gives rise to the lateral plates of mesoblast of the head and trunk of the embryo. This part appears as two plates — one on each side of the middle line — which arise by direct differentiation from the hypoblast in front of the primitive streak. They are continuous behind with the lateral wings of mesoblast, which grow out from the primitive streak, and on their inner side are also at first continuous with the cells which form the notochord.« Es freut mich, meine Resultate in so voller Übereinstimmung mit denen der beiden trefflichen englischen Forscher zu finden. — In keiner der citirten Abhandlungen ist indessen die Bedeutung des Kopffortsatzes richtig erfasst und es konnte daher auch der Vergleich mit der Mesodermbildung der Anamnier nicht glücklich ausfallen.

Ich lasse nun noch eine Beschreibung einiger späterer Stadien folgen.

Wenn man durch Keimscheiben, welche das Höhestadium der Mesodermbildung überschritten haben und die ersten Spuren der Chordabildung erkennen lassen, Schnitte führt, so erhält man von

<sup>1</sup> F. M. BALFOUR and F. DEIGHTON, A renewed study of the germinal layers of the chick. Quart. journ. of micr. sc. Vol. XXII. N. S. 1892 (Memorial edition I. Vol.).



der Mitte des Kopffortsatzes Bilder, wie ein solches auf Taf. VIII Fig. 8 wiedergegeben ist. Man sieht das Mesoderm bald mehr, bald weniger deutlich von der medianen Entodermplatte oder dem Kopffortsatze abgelöst (auf Fig. 8 links abgelöst, rechts nicht). Wenn es nun auch nicht zweifelhaft sein kann, dass, wie schon von GASSER, GERLACH, BALFOUR und DEIGHTON hervorgehoben wurde, die Chorda aus dieser Entodermplatte ihren Ursprung nimmt, so erscheint es mir doch fraglich, ob die ganze Platte zur Bildung der Chorda verwendet wird. Ich habe in neuerer Zeit an Schnittserien durch vorzüglich konservirte Keimscheiben wiederholt Bilder gesehen, welche es mir wahrscheinlich erscheinen lassen, dass außer der Chorda auch noch ein Theil des Darmepithels aus dem Kopffortsatze hervorgeht. Man sieht sehr häufig beim Beginn der Chordabildung die Zellen der dorsalen Hälfte dieses Fortsatzes einen epithelialen Charakter annehmen, während die Zellen der ventralen Hälfte eine mehr spindelförmige Gestalt zeigen. Es ist nun wahrscheinlich, dass außer den epithelialen, aus dem Kopffortsatze hervorgehenden Zellen auch ein Theil der spindelförmigen Elemente zur Bildung der Chorda verwendet wird, während der Rest in die dorsale Darmwand übergeht. An Keimscheiben, bei denen die dorsale Hälfte des Kopffortsatzes einen epithelialen Charakter zeigt, während die ventrale aus flachen oder spindelförmigen Zellen besteht, gewinnt es nicht selten — namentlich wenn die Ränder der Epithelplatte nach abwärts gebogen sind — den Anschein, als ob ein Chordakanal vorhanden wäre. Jedenfalls verdient dieser Gegenstand noch weitere Beachtung.

Die Chorda beginnt sich zunächst ungefähr in der Mitte des Kopffortsatzes zu differenziren; nach vorn und hinten von dieser Stelle findet man die indifferenten Zustände des vorhergehenden Stadiums. Die Bildung der Chorda schreitet dann von dem Orte ihres ersten Entstehens nach vorn und hinten weiter fort.

Im Stadium der Chordabildung findet man ferner noch folgende wichtige Verhältnisse. Die Embryonalanlage hebt sich am Kopfe schärfer gegen die Umgebung ab, die Rückenwülste sind höher, die Rückenrinne tiefer. Die Rückenwülste beginnen sich zu den Medullarwülsten umzuwandeln, indem das Ektoderm, welches von der Höhe der Rückenwülste nach der Rückenrinne abfällt, sich schärfer von den peripherischen Theilen des Ektoderms absetzt. Das Mesoderm erstreckt sich allenthalben weiter in den dunklen Fruchthof hinein und es beginnen sich im vorderen Bezirke der

*Area pellucida* einzelne Spalträume in den Seitentheilen des Mesoderms bemerkbar zu machen. Die Blutinseln, deren erste Spuren nur im hinteren Keimscheibenbezirke zu finden waren, breiten sich von hier aus allmählich auch über die Seitentheile des dunklen Fruchthofes aus.

Bald nachdem die Chorda in die Erscheinung getreten ist, machen sich die ersten Urwirbel bemerkbar. Diese treten stets im vorderen Keimscheibenbezirke, also in demjenigen Theile, der den Kopffortsatz trägt, auf. Sie entstehen auch nie in unmittelbarer Nähe des Vorderendes des Primitivstreifens, sondern stets in einigem Abstände davon. Auch in späteren Stadien, wenn sich ein Urwirbel an den anderen reiht, besteht regelmäßig ein Zwischenraum zwischen letztem Urwirbel und Vorderende des Primitivstreifens. Diese Thatsache, die längst bekannt ist und unter Anderem in den Abbildungen KÖLLIKER's, KUPFFER's und DUVAL's ihren naturgetreuen Ausdruck findet<sup>1</sup>, ist, wie wir noch sehen werden, von großer Wichtigkeit für die allgemeine Auffassung des mittleren Keimblattes.

Ein Querschnitt durch die Keimscheibe einer Taube mit zwei Urwirbeln giebt in der Höhe des zweiten Urwirbels das in Taf. VIII Fig. 9 gegebene Bild. Die Chorda ist hier schon scharf vom Entoderm abgesetzt; sie hat einen elliptischen Querschnitt mit horizontal gestellter langer Achse. Die Stellung ihrer Zellkerne ist sehr charakteristisch; sie sind fast durchwegs an der Peripherie gelagert; doch theilen sie sich so, dass bald auch Kerne ins Innere gelangen. Der Boden der Rückenrinne wird durch die Chorda emporgewölbt. Das Mesoderm, das deutlich von der Chorda getrennt ist, lässt im Bereiche der Urwirbel schon das Bestreben erkennen, sich in zwei Schichten von epithelialeem Aussehen zu ordnen. Ich habe nicht darüber ins Klare kommen können, ob nicht vielleicht bei Taubenkeimscheiben dieses Stadiums ein *Canalis neurentericus* vorhanden sei.

Man kann an Hühnerkeimscheiben dieses und ähnlicher Stadien die Chorda bis zum Vorderende des Primitivstreifens verfolgen; hier tritt sie mit den Zellen des Primitivstreifens in Verbindung, ohne sich aber in den Primitivstreifen selbst fortzusetzen. Die Chorda

<sup>1</sup> Ganz ungetreu ist die Darstellung, die His in der »Körperform« von einer Hühnerkeimscheibe mit zwei Urwirbeln giebt (Fig. 14, pag. 16). Die Urwirbel sind hier hinter dem Vorderende des Primitivstreifens gezeichnet. Auch im Übrigen ist die Zeichnung ganz inkorrekt. His hat wohl selbst Keimscheiben, wie er sie in Fig. 14 und 15 zeichnet, nie gesehen.

endigt also hinten als abgegrenzter Strang unmittelbar vor dem Primitivstreifen. Ich möchte diese Thatsache scharf hervorheben, weil sie mir, wie später gezeigt werden soll, von Wichtigkeit zu sein scheint. Meine Befunde stimmen in dieser Beziehung ganz mit denen BALFOUR's und DEIGHTON's überein, sie weichen aber von denen GASSER's ab, der das Hinterende der Chorda aus dem Primitivstreifen hervorgehen lässt. KÖLLIKER hat diese Angabe GASSER's bestätigt.

Zum Schlusse will ich noch ein Übersichtsbild eines Schnittes ungefähr durch die Mitte des Primitivstreifens einer Taubenkeimscheibe mit drei Urwirbeln geben (Taf. VIII Fig. 10). Das Bild bedarf nur einer kurzen Erläuterung. Das Mesoderm steht hier noch mit dem Ektoderm und allem Anscheine nach auch mit dem Entoderm in inniger Beziehung. Letzterer Punkt, den ich nicht vollkommen klarstellen konnte, ist übrigens für die späteren Betrachtungen belanglos. Das Mesoderm reicht weit in den dunklen Fruchthof hinein und zeigt hier ziemlich zahlreiche unregelmäßige Lücken und Spalträume. Zwischen ihm und dem Dotterentoderm, aber dem ersteren innig angeschlossen, sieht man die Durchschnitte von Blutinseln. Diese sind also vollständig, wie übrigens auch schon in jüngeren Keimscheiben, aus dem Dotterentoderm herausgehoben.

c) Säugethiere. Indem ich nun zur Darstellung einiger, an jungen Kaninchenkeimscheiben angestellter Beobachtungen übergehe, möchte ich zunächst eine Entschuldigung vorausschicken, dass diese Darstellung überhaupt erfolgt. Denn die von mir bisher untersuchten Stadien lassen eine Zurückführung auf einander und eine klare Darlegung der Mesodermentwicklung noch nicht möglich erscheinen. Indessen sind meine Präparate von so ausnehmender Klarheit und Schärfe, dass eine genaue Beschreibung derselben nicht überflüssig erscheinen dürfte. Vielleicht lassen sich die von mir gewonnenen Bilder mit denen VAN BENEDEN's, BONNET's, HENSEN's, LIEBERKÜHN's, STRAHL's u. A. zu einem ziemlich übersichtlichen Gesamtbilde vereinigen. Eine volle Klarlegung des Sachverhaltes wird man indessen wohl erst von der, von VAN BENEDEN in Aussicht gestellten Publikation seiner Beobachtungen über die Keimblätterbildung der Säugethiere erwarten dürfen. Die kurzen, von diesem Forscher auf dem letzten Anatomenkongresse zu Würzburg gegebenen Mittheilungen<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Verhandlungen der anat. Gesellschaft auf der zweiten Versammlung in Würzburg. 1888. pag. 182—186.

sollen selbstverständlich auch der Beschreibung meiner Beobachtungen so weit als thunlich zu Grunde gelegt werden.

Die jüngste von mir untersuchte Keimblase des Kaninchens war 6 Tage 1 Stunde alt. Sie lag noch frei im Uterus und bot das von KÖLLIKER in seinem Lehrbuche Fig. 155 und 156 dargestellte Bild. Von einem Mesoderm war nirgends etwas vorhanden und ich kann daher die Beschreibung in ein paar Worte zusammenfassen. Die Keimblase bestand bis etwas unter den Äquator aus zwei Schichten, einer äußeren und inneren, von denen sich nur die erstere über diese Grenze bis zum unteren Pol fortsetzte. Die innere Schicht (Entoderm KÖLLIKER's, Lecithophor VAN BENEDEN's) zeigte überall die gleiche Beschaffenheit und bestand durchwegs aus ganz platten, von der Fläche betrachtet, polygonalen Zellen. Die äußere Schicht (Ektoderm KÖLLIKER's, Blastophor VAN BENEDEN's) bestand im Bereiche des Embryonalfleckes aus kubischen oder kurz prismatischen Zellen, während sie im Übrigen aus flachen, überall gleich beschaffenen Elementen zusammengesetzt war. Doch zeichneten sich diese flachen Elemente der äußeren Schicht vor denen der inneren durch einen ansehnlicheren Zelleib aus. Eine Verbindung beider Schichten konnte ich an meiner Serie nirgends wahrnehmen. Meine Beobachtungen stimmen also in allen Punkten mit denen KÖLLIKER's überein<sup>1</sup>. Die Hülle der Keimblase bestand aus der Zona pellucida und einer sie bedeckenden, dünnen, stellenweise unterbrochenen Eiweißschicht. Die Zona pellucida ließ an den Schnitten zwei in einander übergehende Schichten unterscheiden, von denen die äußere mit Kochenillealaun sich schwächer färbte als die innere.

Die nächstälteren Keimblasen, welche ich untersuchte, waren 7 Tage 3 Stunden alt. Sie waren alle festgewachsen; indessen gelang es mir doch, von neun Keimscheiben acht unversehrt zu erhalten. Fünf davon wurden in Querschnittserien zerlegt, mit einer Schnittdicke von  $\frac{1}{130}$  mm. Die Keimscheiben waren nicht alle gleich entwickelt. Ich beginne mit der Beschreibung einer der jüngsten. Die ganze Länge der Area embryonalis betrug 1,23 mm; die Länge des Primitivstreifens 0,77 mm; die Länge des HENSEN'schen Knotens etwa 0,08—0,1 mm und ungefähr von derselben Länge war auch der Kopffortsatz. Wenn ich hier von Kopffortsatz spreche, so ist diese Bezeichnung eigentlich auf das Flächenbild nicht gut anwendbar, denn vor dem HENSEN'schen Knoten befand sich, mit ihm innig

<sup>1</sup> KÖLLIKER, Entwicklungsgesch. des Menschen und der Thiere. pag. 224 u. ff.

zusammenhängend, ein dunkler Ring von ungefähr 0,1 mm Durchmesser und in diesem Ring eine hellere Stelle. Die Querschnitte haben mir keine Erklärung dieses Bildes gegeben; sie verhielten sich ähnlich wie bei anderen Keimscheiben mit kurzem Kopffortsatz. Am hinteren Ende des Primitivstreifens war eine breitere, dunkle Stelle bemerkbar, der sog. »hintere Knopf oder Endwulst« KÖLLIKER's. Ich muss übrigens bemerken, dass die von mir gegebenen Maße, abgesehen davon, dass sie vom gehärteten Objekte abgenommen wurden, schon desshalb einen nur geringen Werth beanspruchen können, weil es ganz unmöglich ist, die Grenzen der einzelnen Abschnitte genau anzugeben. Am besten gelingt dies noch hinsichtlich der Grenze zwischen HENSEN'schem Knoten und Kopffortsatz; aber auch nur nach der Schnittserie, während im Flächenbilde beide in einander übergehen.

Von der Querschnittserie habe ich nur einen Schnitt, der ungefähr der hinteren Grenze des HENSEN'schen Knotens entnommen ist, abgebildet (Taf. IX Fig. 1). Ich will mich auch bei der Beschreibung vorzüglich an dieses eine Bild halten, um mich später bei der Beschreibung einer größeren Anzahl von Bildern aus einer Serie durch eine etwas ältere Keimscheibe nicht allzusehr wiederholen zu müssen. Der HENSEN'sche Knoten, der eigentlich nichts Anderes ist als das vordere verdickte und aufgetriebene Ende des Primitivstreifens, zeigt an dieser Serie keine Rinne oder Grube an der Oberfläche. Die Primitivrinne beginnt erst vier Schnitte hinter dem Schnitt der Fig. 1; sie ist vorn am tiefsten und läuft hinten allmählich flach aus, so dass in der hinteren Hälfte des Primitivstreifens und am Endwulst nichts mehr von ihr zu sehen ist. Die Keimblase besteht fast in der ganzen Ausdehnung der Area aus drei Schichten; nur an deren vorderstem Ende fehlt die mittlere Schicht. Diese erstreckt sich im Bereiche der hinteren Hälfte der Area embryonalis in die Area pellucida hinaus. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die von KÖLLIKER<sup>1</sup> auf Taf. I Fig. 8 abgebildeten Verhältnisse. Die mittlere Schicht steht am HENSEN'schen Knoten, am Primitivstreif und am Endwulst mit der äußeren Schicht in Zusammenhang. Dieser Zusammenhang ist derart, dass man nicht daran zweifeln kann, dass von hier aus die Entwicklung der mittleren Schicht ausgeht. Sowohl am HENSEN'schen Knoten als am

---

<sup>1</sup> Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift zur Feier des 300jährigen Bestehens der Universität zu Würzburg. 1882.

Primitivstreif sieht man zahlreiche Theilungsfiguren, was auf eine sehr lebhaftes Zellvermehrung an diesen Orten hinweist. Die mittlere Schicht lässt im Allgemeinen zwei Lagen unterscheiden, die größtentheils aus ziemlich platt gedrückten Zellen bestehen, und nur in der Mitte bemerkt man eine größere Mächtigkeit der Schicht und mehr polygonal gestaltete Elemente (Fig. 1).

Ausführlicher will ich bei der Beschreibung einer etwas älteren Keimscheibe verweilen, von der ich drei Schnitte (Taf. IX Fig. 2—4) abgebildet habe. Ich habe folgende Maße notirt: ganze Länge der Area embryonalis 1,615 mm, Länge des Primitivstreifens ohne Knoten 0,92 mm, Knoten 0,077 mm, Kopffortsatz 0,19—0,2 mm. Der HENSEN'sche Knoten stellt eine ansehnliche Erhebung am Vorderende des Primitivstreifens dar und zeigt in der Mitte eine sehr deutliche, ziemlich tiefe, aber sehr schmale Einsenkung oder Grube (Fig. 3). Vom Boden und den Wänden dieser Grube erstreckt sich die mittlere Schicht, Anfangs zwei Zellen dick, dann über die Area hinaus sich verdünnend, lateralwärts. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der HENSEN'sche Knoten einen der Hauptherde der mittleren Schicht darstellt. Die Grube ist nur an dem einen abgebildeten Schnitte deutlich; an den nächsten nach vorn und hinten anstoßenden ist nur eine ganz geringe Vertiefung wahrnehmbar, die an den nächstfolgenden Schnitten verschwindet. Die vordere und hintere Abdachung des Knotens zeigen also keine Vertiefung oder Rinne und es setzt sich daher auch die Primitivrinne nicht in die in Fig. 3 sichtbare Einsenkung fort. Es ist mir aus der Litteratur keine Zeichnung bekannt, welche die beschriebenen Eigenthümlichkeiten so deutlich wiedergeben würde, als das abgebildete Präparat. KÖLLIKER hat den HENSEN'schen Knoten, wie es scheint, an Schnitten nicht gesehen; wenigstens stellen alle seine Abbildungen entweder den Primitivstreifen oder den Endwulst dar, aber keine entspricht dem Bilde, welches man vom Knoten erhält. Verfolgt man die Serie nach vorn, so sieht man, wie sich allmählich der verdickte Theil der mittleren Schicht von der äußeren Schicht ablöst. Diese Ablösung ist elf Schnitte vor dem abgebildeten, also etwa 0,08 mm weiter vorn, vollzogen. Den dreizehnten Schnitt vor dem in Fig. 3 abgebildeten stellt die Fig. 2 dar; dieser ist also durch das Hinterende des Kopffortsatzes gelegt und wir sehen an ihm Folgendes: die mittlere Schicht ist in der Mitte, eben dem Kopffortsatze entsprechend, erheblich dicker als an den Seiten. Sie geht hier in zwei, mehr oder weniger deutlich aus zwei Lagen

bestehende Platten über. Am Kopffortsatze selbst zeigen die dorsalen Zellen einen mehr epithelialen Charakter und bilden eine Art Platte, während die tieferen und zahlreicheren Zellen unregelmäßigere Formen aufweisen. Zwischen beiden Theilen ist ein, übrigens nicht sehr deutlicher, schmaler Spaltraum vorhanden. Dieser dürfte wohl als erste Andeutung des sogenannten Chordakanals aufzufassen sein. Die Seitentheile der mittleren Schicht stehen sowohl mit der dorsalen Platte als auch mit der ventralen Zellmasse des Kopffortsatzes in Verbindung. Ein Zusammenhang der mittleren Schicht mit der unteren, aus sehr platten Zellen bestehenden ist hier eben so wenig wie an anderen Stellen der Keimscheibe nachweisbar. Je weiter man den Kopffortsatz nach vorn verfolgt, um so niedriger erscheint er, bis er nur aus zwei Zelllagen besteht und schließlich als besonderer Theil der mittleren Schicht verschwindet. Geht man in der Serie vom HENSEN'schen Knoten nach hinten, also in den Bereich des Primitivstreifens, so sieht man, dass der Zusammenhang der mittleren und äußeren Schicht stets gewahrt bleibt. Fig. 4 stellt einen Schnitt durch den vorderen Theil des Primitivstreifens, dreizehn Schnitte hinter dem in Fig. 3 abgebildeten dar. Wir sehen hier vor Allem die Primitivrinne und rechts und links von ihr die Primitivwülste. An diesen macht sich eine auffallende Asymmetrie bemerkbar, indem der linke Wulst beträchtlich höher erscheint als der rechte. Indessen scheint dieses Verhalten nicht konstant zu sein, denn zwei andere Serien durch ungefähr gleichalterige Keimscheiben lassen davon nichts oder wenigstens nichts Deutliches sehen. Mit dem Boden und den Wänden der Primitivrinne steht die mittlere Schicht wieder im innigsten Zusammenhange. Weiter hinten ändert sich das Bild zunächst nur in so fern, als die Primitivwülste etwas niedriger werden und ein symmetrisches Verhalten zeigen. In der hinteren Hälfte des Primitivstreifens schwindet die Rinne, der Zusammenhang der äußeren und mittleren Schicht bleibt aber erhalten. Noch weiter hinten, im Bereiche des Endwulstes, findet sich eine sehr breite Verwachsung von äußerer und mittlerer Schicht, ganz so, wie dies KÖLLIKER in mehreren seiner Figuren zeichnet. Die äußere Schicht der Keimscheibe ist im vorderen Drittel der Area embryonalis am dicksten, wird dann nach hinten allmählich dünner und sinkt schließlich im Bereiche des Endwulstes auf weniger als die Hälfte der ursprünglichen Höhe herab. Über dem Kopffortsatze ist sie etwas dünner als an den Seiten (Fig. 2). Diese Verhältnisse scheinen mir in so fern von einiger Wichtigkeit zu sein, als sich hierin schon

eine Vorbereitung späterer Vorgänge zu erkennen giebt, da ja die Rückenwülste und Medullarfalten im vorderen Bereiche der Area embryonalis zur Entwicklung kommen.

Die hier mitgetheilten Beobachtungen stimmen, wie schon mehrmals hervorgehoben wurde, in vielen wesentlichen Punkten mit denen KÖLLIKER's überein. Sie gehen über dieselben nur hinsichtlich des Kopffortsatzes, des HENSEN'schen Knotens und einiger mehr untergeordneter Punkte hinaus. So groß aber auch die Übereinstimmung der Beobachtungen ist, so kann ich mich doch der Deutung, die KÖLLIKER denselben gegeben hat, nicht anschließen. KÖLLIKER fasst das Hauptresultat seiner Untersuchungen in dem Satze zusammen, »dass das Mesoderm einzig und allein aus einer Wucherung des Ektoderms, der Achsenplatte, hervorgeht, ohne Mitbetheiligung des Entoderms« (l. c. pag. 34). Ich habe es, hauptsächlich in Anbetracht der Mittheilungen VAN BENEDEN's, vermieden, von »Ektoderm, Entoderm und Mesoderm« zu sprechen. Die äußere Schicht ist zwar zweifellos dem Ektoderm der übrigen Wirbelthiere gleichzusetzen, indessen entspricht, den Ausführungen VAN BENEDEN's zufolge, die mittlere Schicht keineswegs ausschließlich dem Mesoderm, sondern schließt in ihren medianen Abschnitten noch denjenigen Theil des Keimes in sich, der dem embryonalen Entoderm niederer Wirbelthiere entspricht. Die bisher als Entoderm beschriebene innere Schicht wird von VAN BENEDEN, wie bereits erwähnt, als Lecithophor bezeichnet und mit dem Dotterentoderm der Sauropsiden, das von KUPFFER unter der Bezeichnung »Paraderm« so ausführlich beschrieben wurde, verglichen. Für die Richtigkeit dieser Auffassung lassen sich schon jetzt mehrere Gründe geltend machen, und ich verweise zunächst nur auf die wichtige, bisher nicht genügend beachtete Thatsache, dass, wie ein Vergleich mit den gleich näher zu beschreibenden späteren Stadien lehrt, das Mesoderm später gerade dort, wo es am mächtigsten entwickelt sein sollte, nämlich in der Medianlinie des Kopffortsatzes, vollständig fehlt und sich hier unter dem Ektoderm der Rückenrinne lediglich das Entoderm vorfindet. Ich werde unten nochmals darauf zurückkommen.

Die nächst älteren von mir untersuchten Keimscheiben zeigten drei (oder nach meiner Zählung vier) Urwirbel und boten im Allgemeinen ein Bild, ähnlich dem, welches von KÖLLIKER in Fig. 164 seines Lehrbuches und von HENSEN in Taf. IX Fig. 28 seiner Abhandlung über die Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens dargestellt ist. Die Keimscheibe jedoch, an die ich mich bei



der Beschreibung zunächst halten werde, war etwas älter; sie hatte fünf Urwirbel, wovon die vier hinteren scharf abgegrenzt waren, während der erste kontinuierlich in das Mesoderm des Vorderkopfes übergang.

Die Medullarplatten sind in diesem Stadium schon deutlich vom übrigen Ektoderm abgesetzt; an der Grenze zwischen Ektoderm und Medullarplatte sieht man im Bereiche des Kopfendes der Embryonalanlage bis etwa zum Hinterende der gleich zu erwähnenden Parietal- oder Perikardialhöhle eine Ektodermfalte, die eine nach oben offene Rinne umschließt. Dieselbe Falte ist auch an Hühner- und Taubenkeimscheiben korrespondirenden Alters zu sehen; mit zunehmender Entwicklung setzt sie sich weiter nach hinten fort. Sie ist von His als »Zwischenstrang oder Ganglienstrang« und die Rinne als »Zwischenrinne oder Ganglienrinne« bezeichnet und als Vorläufer der Ganglienanlagen gedeutet worden. Ich habe mich aber an Hühner- und Taubenembryonen überzeugt, dass der »Ganglienstrang« und die »Ganglienrinne« mit der Entwicklung der Ganglien des Kopfes und Rumpfes gar nichts zu thun haben<sup>1</sup>.

Das Mesoderm besteht aus zwei, in der Mittellinie vollständig von einander getrennten Hälften oder Platten, die nur vor den Medullarplatten, also im vordersten Bezirke der Embryonalanlage, und hinter dem Kopffortsatze des Primitivstreifens, also im Bereiche des Primitivstreifens selbst und hinter demselben, in einander übergehen. In dem vor der Urwirbelregion gelegenen Embryonalbezirke besteht jede der beiden Platten aus ziemlich locker mit einander verbundenen Zellen. In einer Entfernung von ungefähr 0,3 mm von der Mittellinie weicht jede Platte in zwei Lamellen aus einander, welche eine ziemlich geräumige Höhle umschließen; etwa 0,18 mm weiter nach außen kommen die beiden Lamellen wieder zur Vereinigung. Diese Höhle ist die primitive Perikardialhöhle. Ihre untere, dickere

<sup>1</sup> Es ist hier nicht der Ort, eine eingehende Kritik der His'schen Angaben zu geben. Ich will nur bemerken, dass in dem am ausführlichsten darüber handelnden Aufsatz »über die Anfänge des peripherischen Nervensystems« ein merkwürdiges Durcheinander guter und schlechter Beobachtungen vorliegt. Was His auf Taf. XVII Fig. 1 a, 1 b, 1 c, 1 d, 1 e, 2, 3 a, 3 b, 3 g, 3 h, 6 a, 6 b, 7 als Nervenanlage bezeichnet, hat mit der Nervenentwicklung gar nichts zu thun; was er dagegen in den Figuren 3 c, 3 d, 3 e, 3 f, 4, 5, 8 b als solche bezeichnet, lässt in der That die Ganglien hervorgehen. Die Figuren 8 c, 9, 15 u. a. sind ganz ungenau und die Spalte in den Ganglienanlagen der Figuren 3 c, 3 d und 3 f existirt an gut konservirten Embryonen nicht.

Wand wird durch das, dem Entoderm<sup>1</sup> dicht aufliegende Endothelrohr des Herzens in die Höhle hinein vorgetrieben.

In der Urwirbelregion ist das Mesoderm jederseits in die Urwirbel und Seitenplatten getheilt. Die Urwirbel umschließen eine kleine spaltförmige Höhle ohne zelligen Inhalt; dergleichen umschließen auch die Seitenplatten einen feinen Spaltraum, die Pleuroperitonealhöhle, und in diese setzt sich von vorn her die Perikardialhöhle kontinuierlich fort. Die Perikardialhöhle bildet also zu dieser Zeit den vordersten Abschnitt des ventralen Cöloms oder der Pleuroperitonealhöhle; das dorsale Cölom wird durch die Urwirbelhöhlen repräsentirt. Die viscerale Seitenplatte oder Splanchnopleura ist dicker als die parietale oder Somatopleura. Es setzen sich also auch die Eigenthümlichkeiten der Wände der Perikardialhöhle nach rückwärts auf die Wände der Pleuroperitonealhöhle fort. So weit die Mesodermzellen die Begrenzung von Höhlen bilden, haben sie einen epithelialen Charakter.

Hinter der Urwirbelregion schwindet natürlich mit den Urwirbeln auch das dorsale Cölom. Dagegen setzt sich das ventrale oder die Pleuroperitonealhöhle auch noch nach rückwärts (vgl. Taf. IX Fig. 5 c), ja selbst noch in den Bezirk der Keimscheibe, welcher den Primitivstreifen trägt, fort. Dabei weicht aber die mediale Grenze derselben mehr nach der Peripherie zurück, so dass also diese Höhle erst in größerer Entfernung von der Mittellinie auftritt (vgl. Fig. 5).

Unter der Splanchnopleura, also zwischen ihr und dem Entoderm, finden sich allenthalben Gefäße in Form von Endothelröhren, die unter einander Netze bilden und mit denen auch das Endothelrohr der Herzanlage in Verbindung steht. Man ist aber durch nichts berechtigt, diese Gefäßnetze als ein »Gefäßblatt« im Sinne Hrs' anzusehen. Im außerembryonalen Bezirke der Keimscheibe finden sich in den Endothelröhren auch schon Blutkörperchen in ziemlicher Menge.

Bevor ich nun zur Beschreibung der Beziehungen des Mesoderms zum Primitivstreifen und zum Kopffortsatze desselben übergehe, muss ich noch einer eigenthümlichen Bildung gedenken, die das außerembryonale Ektoderm zeigt und die schon von Anderen unter dem

<sup>1</sup> In diesem Stadium lässt sich, wenigstens hinsichtlich der histologischen Charaktere, kein Unterschied mehr zwischen Lecithophor oder Paraderm und embryonalem Entoderm wahrnehmen; ich gebrauche daher einfach die Bezeichnung Entoderm.

Namen des »Ektodermwulstes« beschrieben wurde. Dieser Wulst umzieht die Embryonalanlage in einem Abstände von etwa 0,6 mm von der Mittellinie, hat eine größte Breite von 0,8 mm und nimmt nach vorn und hinten an Höhe und Breite bedeutend ab. Er zeigt folgenden Bau (vgl. Taf. VII Fig. 5 *ect*). Die tiefste Lage bildet ein mehr kubisches Epithel mit undeutlich abgegrenzten Zellen und darüber findet sich, damit in unmittelbarem Zusammenhange, eine mächtige Zellmasse, die die Größe der einzelnen Elemente nur aus dem Abstände der auffallend großen kugeligen Kerne erkennen lässt. In dieser Masse finden sich sehr zahlreiche Vakuolen von verschiedener Größe (Fig. 5 *v*). An einzelnen Stellen ragen aus dieser Masse plumpe, papillenartige Fortsätze hervor.

Betrachten wir nun zunächst einen Schnitt, welcher in der Mitte zwischen hinterem Ende der Urwirbelregion und vorderem Ende des Kopffortsatzes hindurchgeht (Taf. IX Fig. 6). Wir sehen da vor Allem die aus den Rückenwülsten sich entwickelnden Medullarwülste mit der flachen Medullarfurche, dann die beiden in der Mitte von einander getrennten Hälften des Mesoderms und endlich das dünne unter Mesoderm und Ektoderm hinwegziehende Entoderm. Letzteres lässt jedoch eine Eigenthümlichkeit erkennen. Während es nämlich an den Seiten eine aus sehr flachen Zellen bestehende Membran vorstellt, bildet es in der Mitte, wo es dem breiten Boden der Medullarrinne anliegt, eine 0,1 mm breite, 0,01 mm dicke Platte (Fig. 6 *chp*). Wir können dieselbe, da aus ihr wohl zweifellos die Chorda hervorgeht, als Chordaplatte bezeichnen. Die obere Fläche dieser Platte fällt an den Rändern in einem Winkel von etwa 45° gegen die Seitentheile des Entoderms ab. Diese setzen sich aber an den meisten Schnitten durch diese Gegend nicht ganz unmittelbar an die Ränder der Chordaplatte an, sondern erscheinen gewöhnlich durch eine ganz schmale Lücke davon getrennt. Das Mesoderm steht weder mit der Chordaplatte noch mit den Seitentheilen des Entoderms im Zusammenhang.

Ein Schnitt durch die Mitte des Kopffortsatzes, also in geringer Entfernung vom HENSEN'schen Knoten, giebt das in Fig. 7 wiedergegebene Bild. Die Chordaplatte hat annähernd dieselbe Breite wie an dem vorigen Schnitte; sie ist aber nur mehr in der Mitte einschichtig, während sie an den Seiten deutlich aus zwei Zellschichten besteht. Hier tritt sie nun mit dem Mesoderm, das in der Nähe der Chordaplatte gleichfalls aus zwei Zellschichten besteht, in so unmittelbaren Zusammenhang, dass eine Grenze zwischen beiden

nicht gezogen werden kann. Das Entoderm tritt genau an der Stelle an die Chordaplatte heran, wo diese anfängt zweischichtig zu werden (bei \* Fig. 7). Dabei sind die Ansatzstellen des Entoderms einander mehr genähert als früher. Durch diese Beziehungen des Entoderms zur Chordaplatte und der Chordaplatte zum Mesoderm gewinnt es den Eindruck, als ob sich einerseits das Entoderm in die untere Zellenlage der Chordaplatte und von hier aus in die untere Schicht des Mesoderms, andererseits der einschichtige Theil der Chordaplatte in die obere Zellenlage des zweischichtigen Theiles und endlich in die obere Mesodermschicht fortsetzte.

An dem vordersten Ende des Primitivstreifens, also an derjenigen Stelle, welche dem HENSEN'schen Knoten entspricht, bekommt man das Bild der Fig. 8 Taf. VII. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass hier alle drei Keimblätter in der innigsten Verbindung stehen. Dem Ektoderm fehlt nicht allein eine scharfe untere Grenze, sondern es wuchern seine Zellen geradezu in den Knoten hinein. Das Entoderm lässt keine eigentliche Chordaplatte mehr erkennen, zeigt aber an deren Stelle wieder in so fern eine Besonderheit, als es in der Mitte von unten her eben merklich eingebuchtet ist. Gegen diese Einbuchtung konvergiren die Zellen des Mesoderms in der in der Figur angegebenen Weise. Das Mesoderm steht im Bereiche des Knotens eben sowohl mit dem Entoderm wie mit dem Ektoderm in Verbindung. Die geschilderten Verhältnisse sind aber nur in einer verhältnismäßig kurzen Strecke zu finden. Ich kann sie (bei einer Schnittdicke von  $\frac{1}{130}$  mm) nur an höchstens zehn Schnitten der betreffenden Serie sehen.

Von hier angefangen nach rückwärts erhält man Bilder, wie ein solches in Fig. 9 Taf. VII wiedergegeben ist. Es zeigt sich also von hier an das Mesoderm nur mehr mit dem Ektoderm im Zusammenhang, während das Entoderm glatt darunter hinwegzieht.

Die Reihenfolge der Bilder, welche man vom Kopffortsatz des Primitivstreifens und dem Primitivstreifen selbst erhält, muss sofort an die Bilderreihe erinnern, welche wir von Hühnerkeimscheiben vom Ende des ersten Tages erhalten haben. In beiden Fällen sehen wir im Kopffortsatz die Chordaplatte mit dem Mesoderm und Entoderm in Verbindung treten; weiter hinten, am Vorderende des Primitivstreifens, dem »Knoten« der Säugethiere entsprechend, begegnen wir in beiden Fällen einer innigen Verlöthung aller drei Keimblätter und endlich noch weiter hinten sehen wir nur mehr einen Zusammenhang des Mesoderms mit dem Ektoderm. Die einzige, stärker in

die Augen fallende Differenz liegt in der verschiedenen Ausbildung der Chordaplatte; während diese bei den Vögeln einen mächtigen Wulst bildet, stellt sie bei den Säugethieren eine relativ unansehnliche, einschichtige Lamelle dar. Ich muss aber auch hier wieder bemerken, dass ich es auch für die Säugethiere für unwahrscheinlich halte, dass die Chordaplatte ausschließlich in die Bildung der Chorda aufgeht. Dazu ist dieselbe viel zu mächtig.

Ich lasse nun noch eine Beschreibung des hinteren Körperendes von Kaninchenembryonen mit zehn, zwölf und dreizehn Urwirbeln folgen; die eigenthümlichen Verhältnisse der Chordaplatte werden die Beschreibung rechtfertigen. Einer Querschnittserie durch einen Kaninchenembryo mit zehn Urwirbeln sind die Schnitte der Fig. 10—13 entnommen. Der Schnitt der Fig. 13 geht durch den sechsten Urwirbel. Das Medullarrohr ist hier schon geschlossen. Die Chordaplatte besteht in der Mitte, wo sie dem Boden des Medullarrohres dicht anliegt, aus einer einfachen Lage ziemlich niedriger Zellen; an den Seiten dagegen ist sie deutlich zweischichtig und die beiden Schichten gehen am freien Rande in einander über; an den medialen Rand der unteren Schicht setzt sich das Entoderm an. In der Höhe des siebenten Urwirbels öffnet sich das Medullarrohr.

Der nächste in Fig. 12 abgebildete Schnitt trifft nicht mehr die Urwirbelregion. Die Chordaplatte ist hier beträchtlich schmaler, lässt aber doch noch im Wesentlichen dieselben Beziehungen zum Entoderm erkennen wie früher.

Noch weiter hinten ändern sich aber die Verhältnisse (Fig. 11). Die Chordaplatte ist hier vollständig vom Entoderm losgelöst; sie besteht aus einer dorsalen epithelialen und einer ventralen, aus mehr spindelförmigen Zellen bestehenden Hälfte. Zwischen beiden findet sich zuweilen ein feines spaltförmiges Lumen; dieses ist indessen nicht mit der in jüngster Zeit von so vielen Autoren beschriebenen Chordahöhle zu verwechseln. Das Bild der Fig. 11 leitet sich aus dem der Fig. 12 dadurch ab, dass die medialen Ränder der beiden Seitentheile des Entoderms auf einander zugewachsen und mit einander verschmolzen sind. Sagittalschnitte werden uns noch nähere Aufschlüsse geben.

Schnitte durch den Primitivstreifen geben das Bild der Fig. 10. Eine Chordaplatte ist hier nicht mehr zu sehen; diese hört vielmehr, wie in den früher besprochenen Stadien, am Vorderende des Primitivstreifens auf. Das Ektoderm steht in der ganzen Ausdehnung des Primitivstreifens im innigsten Zusammenhange mit dem Mesoderm.

In diese, unter dem verdickten Ektoderm gelegene Zellmasse geht die Chordaplatte ohne irgend eine Grenze über. Das Entoderm ist dagegen als eine einschichtige Lamelle überall scharf vom Mesoderm getrennt. Das Mesoderm spaltet sich nach den Seiten in Somatopleura und Splanchnopleura; diese bleibt in ihrem weiteren Verlaufe dem Entoderm angeschlossen, während jene sich mit dem Ektoderm zur Bildung der hinteren Amnionfalte (*af*) oder der Schwanzscheide des Amnion erhebt. Zwei Schnitte hinter dem in Fig. 10 abgebildeten vereinigen sich die beiden Amnionfalten über dem Rücken des Embryo. Über dem Entoderm sieht man wieder zahlreiche Gefäßquerschnitte; in geringerer Menge sind solche auch an anderen Stellen zu sehen.

Eine Querschnittserie durch das Hinterende eines Embryo mit dreizehn Urwirbeln zeigt in Beziehung auf die Chordaplatte wesentlich dieselben Verhältnisse, wie der beschriebene Embryo. Auch hier ist die Chordaplatte in der Mitte einschichtig, an den Seiten zweischichtig, und die Beziehungen des Entoderms zu derselben sind die gleichen wie früher. Nur am Kopfende zeigen sich andere Verhältnisse, die indess hier nicht erörtert werden sollen.

Sehr instruktiv sind Sagittalschnittserien. Ich besitze solche von Embryonen mit zehn, zwölf und dreizehn Urwirbeln. Einen medianen Sagittalschnitt durch einen Embryo mit dreizehn Urwirbeln stellt Fig. 14 Taf. IX vor. Wir wollen zunächst die Strecke des Schnittes, welche nach vorn (in der Figur nach rechts) von der mit *Am* bezeichneten Stelle liegt, betrachten. Diese Strecke ist für uns am wichtigsten. Wir sehen zunächst das dicke Ektoderm der Medullarrinne (*mr*) sich in das Ektoderm des Primitivstreifens (*Pr*) und von hier aus in das einschichtige Ektoderm der Aftergegend (*Am*) fortsetzen. So weit der Primitivstreifen reicht, steht das Ektoderm mit dem Mesoderm im Zusammenhang; vor und hinter demselben ist es von der Unterlage getrennt. Am Entoderm können wir zwei Strecken unterscheiden; zunächst eine vordere, wo die Darmwand in der Mittellinie von der Chordaplatte (*chp*) gebildet wird, sodann eine hintere (*ent*), in deren Bereich das Entoderm, nach rückwärts sich fortsetzend, in die dorsale Wand des Hinterdarmes (*hd*) übergeht. Wenn wir die Chordaplatte von vorn nach rückwärts verfolgen, so sehen wir, wie dieselbe in das Vorderende des Primitivstreifens übergeht und dabei allmählich ihre Selbständigkeit verliert; wenn wir das Entoderm des Hinterdarmes nach vorn verfolgen, so sehen wir, wie sich dasselbe, allmählich dünner werdend, auf die untere

Fläche der Chordaplatte umschlägt und nun im weiteren Zuge nach rückwärts die ventrale Hälfte dieser Platte bildet (vgl. den Querschnitt Fig. 11). Ich weiß nicht, ob ich recht gehe, wenn ich diese Stelle mit der von SELENKA sogenannten »hinteren Chordatasche« vergleiche.

Bei *Am* treffen Ektoderm und Entoderm zur Bildung der »Aftermembran« MIHALKOVICS' zusammen.

Betrachten wir nun die hintere Hälfte des abgebildeten Schnittes. Diese wird fast ganz von dem »Allantoishöcker« (BONNET) (*Al*) eingenommen. Wie ein Vergleich mit einer Querschnittserie durch einen Embryo desselben Alters ergibt, ist dieser Höcker beträchtlich breiter als lang und stellt also einen queren Wulst am Caudalende des Embryo dar. Das Verhalten des Hinterdarmes (*hd*) zu diesem Höcker ist am besten aus der Figur ersichtlich; man sieht hier auch, dass sich das blinde Ende des Darmes über die Aftermembran nach hinten eine kurze Strecke weit fortsetzt, wobei zugleich das Entoderm zu einer sehr dünnen, aus sehr flachen Elementen bestehenden Membran wird. Der Allantoishöcker enthält sehr zahlreiche, zum Theil ungemein weite Gefäße (*gf*). Hinter der Aftermembran geht von der dorsalen Fläche des Höckers die hintere Amnionfalte (*af*) aus, deren dicke Wurzel sich rasch verdünnt und bald nur aus zwei Epithellamellen besteht, von denen die untere dem Ektoderm, die obere dem Mesoderm angehört.

Die zu dieser Zeit noch sehr kurze postanale Strecke des Darmes wächst alsbald noch weiter in den Allantoishöcker hinein, während dieser sich gleichzeitig mit der Ausbildung der Schwanzkrümmung ventralwärts wendet. Diese Verhältnisse sind in den Figuren 205 und 206 von KÖLLIKER's Lehrbuch im Allgemeinen richtig zur Anschauung gebracht. Im Einzelnen ist noch zu bemerken, dass das in den Allantoishöcker vordringende Darmdivertikel sich alsbald theilt und dass diese Theilung immer weiter schreitet, so dass man schon an Embryonen mit noch weit offener Gehörgrube und vollständig erhaltener Rachenhaut (Embryonen von 9 Tagen 2 Stunden und 9 Tagen 7 Stunden) in der Allantois außer den zahlreichen Blutgefäßen ein ungemein reich verästeltes Kanalsystem findet, das mit dem Hinterdarm in offener Kommunikation steht. Dieses Kanalsystem ist von einem sehr flachen Epithel ausgekleidet und kann daher leicht zur Verwechslung mit Gefäßen Veranlassung geben. Eine sorgfältige Untersuchung lückenloser Serien lässt indessen die richtigen Verhältnisse leicht erkennen.

Ich bin mit diesen Bemerkungen über die Bildung der Allantois etwas von meinem eigentlichen Thema abgekommen und kehre nun wieder zu demselben zurück, indem ich noch ein paar Worte über die Litteratur sage. Durch die bereits erwähnten Mittheilungen VAN BENEDEN's scheint es endlich möglich zu werden, die über die erste Entwicklung der Säugethiere bisher bekannt gewordenen Thatsachen mit einander in Einklang zu bringen. Die Hindernisse, die sich einem Verständnisse dieser Thatsachen bisher entgegenstellten, hatten einerseits darin den Grund, dass es an einer klaren Fragestellung fehlte, andererseits aber auch darin, dass bisher keinem Forscher eine ganz lückenlose Serie von Embryonen zur Verfügung stand und jeder die von ihm beobachteten Bilder zum Ausgang seiner Beurtheilung machte. Wie oben erwähnt, hat man nach VAN BENEDEN den Kopffortsatz nicht dem Mesoderm zuzurechnen, sondern als den embryonalen Theil des Entoderms aufzufassen, der sich erst sekundär mit dem Dotterblatt (*Lecithophor* VAN BENEDEN's) in Verbindung setzt. Indem man letzteres bisher schlechtweg als Entoderm bezeichnete, erschien ein Vergleich der Mesodermbildung der Säugethiere mit derjenigen der Sauropsiden und noch mehr mit der der Anamnier nahezu ausgeschlossen. Anders stellt sich die Sache, wenn man, der Auffassung VAN BENEDEN's folgend, im Kopffortsatz einen Theil des Entoderms erblickt. VAN BENEDEN kommt hinsichtlich der Mesodermbildung der Säugethiere zu folgenden wichtigen Schlüssen: »1) ein Theil des Mesoderms entsteht unter der Form von zwei symmetrischen Anlagen, einer rechten und linken, von den Rändern des Kopffortsatzes; 2) ein anderer, der Haupttheil, vom hinteren Ende und von den Rändern des Primitivstreifens.« So hätten wir also genau dieselben beiden Abschnitte am Mesoderm der Säugethiere zu unterscheiden, denen wir bei den Vögeln begegnet sind. Die auffallendste und größte Differenz scheint darin zu liegen, dass bei den Vögeln der Kopffortsatz mit dem Dotterblatt (*Paraderm* KUPFFER's) etwas früher verwächst oder aber vielleicht nie so scharf davon geschieden ist als bei den Säugethieren.

Von älteren Angaben möchte ich nur noch diejenige HEAPE's hervorheben, der sich in seiner Arbeit über die Entwicklung des Maulwurfs über die Mesodermbildung folgendermaßen äußert:

»The middle germinal layer has two distinct sources: in the first place it arises from the epiblast and hypoblast at the hind end of the embryonic area, in the structure known as the primitive streak; and secondly, from the hypoblast alone in the anterior



region of the area in front of the primitive streak.« Er unterscheidet daher den »Primitivstreifen—Mesoblast« (the primitive streak mesoblast) und den »hypoblastischen Mesoblast« (the hypoblastic mesoblast). Vom Primitivstreifen bemerkt er, dass derselbe in seinen verschiedenen Strecken einen verschiedenen Bau zeige; auf eine kurze Strecke, in deren Bereich das Ektoderm verdickt ist, ohne mit den unterliegenden Zellen eine Verbindung einzugehen, folgt eine Stelle, wo alle drei Keimblätter zusammenhängen, woraus HEAPE schließt, dass das Mesoderm hier sowohl vom Ektoderm als vom Entoderm seinen Ursprung nimmt; in der Mitte des Primitivstreifens findet man dann konstant und typisch das Mesoderm bloß mit dem Ektoderm in Zusammenhang, woraus HEAPE den Schluss zieht, dass es hier nur zu diesem allein in genetischer Beziehung stehe; endlich am hinteren, knopfförmigen Ende findet man häufig, aber nicht immer, wieder einen Zusammenhang aller drei Blätter. — Vor dem Primitivstreifen entsteht das Mesoderm etwas später und geht hier ausschließlich aus dem Entoderm hervor; es entsteht hier in Form zweier in der Mittellinie von einander getrennter Zellmassen. Der in der Mittellinie verlaufende Strang von Entodermzellen wird zur Chorda.

Ich brauche kaum zu bemerken, dass die Angaben HEAPE's sich nur auf Keimscheiben beziehen können, die älter waren als die Eingangs dieses Kapitels von mir beschriebenen. Sie waren offenbar auch älter als diejenigen, die KÖLLIKER in seiner oben citirten Abhandlung zum Gegenstande seiner Untersuchungen genommen hat. Andererseits waren sie jedenfalls jünger als diejenigen, denen die Fig. 5—9 meiner Taf. IX entnommen sind. Indessen können HEAPE's Angaben mit den in diesen Figuren dargestellten Verhältnissen noch sehr gut in Einklang gebracht werden.

Wenn ich auch nicht der Ansicht bin, dass meine Beobachtungen für sich allein ausreichen würden, um die Mesodermbildung der Säugethiere zu erläutern, so scheint mir doch, dass sie als eine Stütze für die Auffassung VAN BENEDEN's gelten können.

---

Es soll nun zunächst gezeigt werden, wie die Mesodermbildung der Amnioten von derjenigen der Anamnier und diese selbst von derjenigen des Amphioxus abzuleiten ist. Sodann soll die Frage erörtert werden, ob und in wie fern die Mesodermbildung der

Wirbelthiere und diejenige der wirbellosen Bilaterien auf ein gemeinsames Grundschema zurückgeführt werden können.

Zur Erörterung der ersten Frage ist es nothwendig, etwas weiter auszuholen. Denn es steht die Art der Mesodermbildung in so inniger Abhängigkeit von der Art der Gastrulation, dass jene nicht verstanden werden kann, ohne dass man zuvor über diese ins Reine gekommen ist. Die Gastrulation selbst aber hängt wieder so innig mit der Art der Eifurchung und diese mit der Größe des Nahrungsdotters zusammen, dass es nothwendig ist, zunächst ein paar Worte über den Einfluss des Nahrungsdotters auf die Furchung und Keimblätterbildung zu sagen.

Eine so weite Ausdehnung der uns beschäftigenden Frage könnte vielleicht überflüssig erscheinen, zumal schon vor dreizehn Jahren HAECKEL in überaus klarer und übersichtlicher Weise die Abhängigkeit der Furchung und Keimblätterbildung von der Menge des Nahrungsdotters geschildert hat. Später habe ich selbst an einem speziellen Beispiele zu zeigen versucht, wie die Furchung in erster Linie von der Menge, in zweiter von der Vertheilung des Nahrungsdotters beeinflusst wird; ich habe zugleich gezeigt, dass die Art der Furchung innerhalb eng begrenzter Thiergruppen trotz der durch die verschiedene Menge und Vertheilung des Nahrungsdotters verursachten Modifikationen im Wesentlichen stets dieselbe bleibt. In neuerer Zeit hat namentlich GOETTE von seinem Sonderstandpunkte aus die Frage in Angriff genommen und es dürfte wohl kein Forscher, der sich mit der Untersuchung der ersten Entwicklungsvorgänge beschäftigt hat, über den wichtigen Einfluss des Nahrungsdotters im Unklaren geblieben sein.

Man hat aber dabei bisher, wie mir scheint, ein ungemein wichtiges Moment, wenn auch nicht geradezu übersehen, so doch wenigstens viel zu wenig beachtet; ich meine die wiederholte Erwerbung und den wiederholten Verlust des Nahrungsdotters während der Phylogenese.

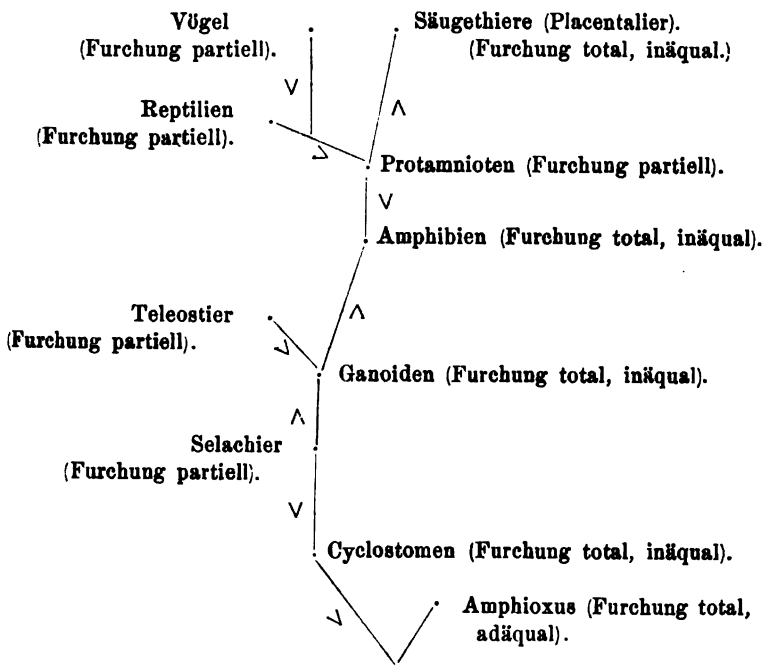
Man theilt gewöhnlich die Eier der Wirbelthiere in zwei große Gruppen und bezeichnet als holoblastische diejenigen des Amphioxus, der Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien und placentalen Säugethiere, als meroblastische diejenigen der Selachier, Knochenfische, Reptilien, Vögel und Monotremen. Damit hat man aber zwei Gruppen geschaffen, deren Glieder in keiner Weise zusammengehören. Denn man ist durchaus nicht berechtigt, die Furchung und Keimblätterbildung der Amphibien ohne Weiteres mit der der placentalen

Säugethiere zu vergleichen und eben so wenig ist man berechtigt, die Furchung und Keimblätterbildung der Knochenfische mit den betreffenden Vorgängen der Reptilien und Vögel zu vergleichen. In Beziehung auf die Eier der placentalen Säugethiere hat schon HAECKEL die Wahrscheinlichkeit betont, dass diese aus meroblastischen Eiern hervorgegangen seien, eine Vermuthung, die durch die bekannte Entdeckung HAACKE's und CALDWELL's vollkommen gerechtfertigt erscheint. Da nun aber die meroblastischen Eier von *Echidna* und *Ornithorhynchus* selbst wieder aus holoblastischen hervorgegangen sein müssen, so würde man die Eier der placentalen Säugethiere als sekundär holoblastische bezeichnen müssen. Die Sache liegt aber, wie ich glaube, noch complicirter.

Gehen wir einmal vergleichend-entwicklungsgeschichtlich vor. Die Eier des *Amphioxus* sind bekanntlich holoblastische Eier und erleiden in Folge ihres geringen Gehaltes an Nahrungsdotter eine Furchung, welche der — vielleicht nur im Schema existirenden — äqualen oder primordialen Furchung HAECKEL's sehr nahe kommt; HATSCHKE hat sie als »adäquale Furchung« bezeichnet. Auf dem Wege vom *Amphioxus* oder, richtiger, von den gemeinsamen Vorfahren der Acranier und Cranioten zu den Cyclostomen nimmt die Menge des Nahrungsdotters erheblich zu, doch ist sie bei *Petromyzon* noch nicht so bedeutend, dass dadurch die Furchung zu einer partiellen würde. Auf dem fernerem Wege von den Cyclostomen zu den Selachiern steigt die Menge des Nahrungsdotters noch mehr an, so dass die Furchung nunmehr zu einer partiellen wird. Von den Selachiern zu den Ganoiden schrumpft wieder der Nahrungsdotter zusammen, am meisten, so viel bekannt, bei *Acipenser*, am wenigsten bei *Lepidosteus*; die Furchung wird wieder zu einer totalen, freilich mit sehr ungleich großen Furchungskugeln. Nun trennen sich aber die Wege der höheren Wirbelthiere, indem sich von den Ganoiden nach der einen Seite die Knochenfische, nach der anderen die Dipnoer und weiter die Amphibien abzweigen. In der Richtung zu den Knochenfischen nimmt nun abermals die Menge des Nahrungsdotters zu und die Furchung wird wieder zu einer partiellen; nach der anderen Seite dagegen, in der Richtung gegen die Amphibien, schrumpft der Nahrungsdotter, der schon von den Selachiern zu den Ganoiden kleiner geworden war, noch weiter zusammen und die Differenz in der Größe der Furchungskugeln wird, wenn sie auch immer noch erheblich genug ist, noch geringer. So finden wir also bei den Amphibien Eier mit relativ kleinem Nahrungsdotter und totaler, aber

inäqualer Furchung. Auf dem Wege von den Amphibien zu den gemeinsamen Vorfahren der Amnioten haben sich die Verhältnisse noch weiter kompliziert; denn es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Protamnioten Eier mit großem Nahrungsdotter und partieller Furchung besessen haben müssen. Es müssen also die Eier abermals Nahrungsdotter erworben haben. Diese Verhältnisse haben sich nun einerseits auf die Sauropsiden vererbt — ja es ist sogar wahrscheinlich, dass von den Reptilien zu den Vögeln der Nahrungsdotter noch gewachsen ist; andererseits wurden sie aber auch auf die Säugethiere übertragen; hier haben jedoch nur die am tiefsten stehenden Formen den Nahrungsdotter behalten, während ihn alle höheren mit der gleichzeitigen Ausbildung neuer günstiger Ernährungsbedingungen für die sich entwickelnden Eier wieder bis auf geringe Spuren verloren haben.

Wir können das Gesagte in folgendem Schema zum Ausdrucke bringen:



Man kann nun allerdings den Einwand erheben, dass die That-sachen der vergleichenden Entwicklungsgeschichte nicht nothwendig in phylogenetischem Sinne gedeutet werden müssen, dass, mit anderen

Worten z. B. diejenigen Amphibien, welche den Protamnioten den Ursprung gegeben haben, nicht nothwendig wie die heute lebenden Amphibien relativ dotterarme Eier mit totaler Furchung besessen haben müssen, oder dass die Eier derjenigen Selachier, welche die Vorfahren der Ganoiden waren, nicht nothwendig wie die Eier der heute lebenden Selachier einen großen Nahrungsdotter und eine partielle Furchung gehabt haben müssen etc. Man kann diesen Einwand erheben, aber man kann ihn nicht beweisen. Andererseits aber spricht, wie gleich gezeigt werden soll, der ganze Verlauf der Gastrulation so sehr zu Gunsten der Ansicht, dass ontogenetische und phylogenetische Reihenfolge einander entsprechen, dass sie unmöglich von der Hand gewiesen werden kann.

Wenn nun aber diese Ansicht richtig ist, so sehen wir sofort, dass in den beiden Gruppen der meroblastischen und holoblastischen Eier Eier von sehr verschiedenem Werthe zusammengefasst worden sind. Wenn wir die Eier des Amphioxus und der Cyclostomen als primär dotterarme Eier mit totaler Furchung bezeichnen dürfen, so müssen wir die Eier der Ganoiden und der Amphibien als sekundär dotterarme und diejenigen der placentalen Säugethiere als tertiär dotterarme bezeichnen. Wenn wir ferner die Eier der Selachier — da sie in der Reihe die ersten sind, die eine partielle Furchung zeigen — primär dotterreiche nennen dürfen, so müssen wir diejenigen der Knochenfische, Sauropsiden und Monotremen sekundär dotterreiche und ihre Furchung eine sekundär partielle nennen; aber auch hier haben wir wieder die Eier der Knochenfische wohl von denen der Sauropsiden und Monotremen zu scheiden.

Die Eier haben ihre Stammesgeschichte wie die ausgebildeten Formen; die complicirtesten sind die Eier der Säugethiere, da während ihrer Phylogenese zweimal ein Nahrungsdotter erworben wurde und zweimal wieder verloren ging.

Sowie aber einerseits die Menge des Nahrungsdotters einen entscheidenden Einfluss auf die Furchung und die gesammte weitere Entwicklung nimmt, so muss dasselbe andererseits auch von der verschiedenen Vertheilung des Nahrungsdotters gelten. Dieser Einfluss der verschiedenen Vertheilung macht sich besonders deutlich bei der Gastrulation bemerkbar und es wird sich daher empfehlen, die verschiedenen Formen, unter denen dieser Process in den einzelnen Wirbelthierklassen verläuft, schärfer ins Auge zu fassen.

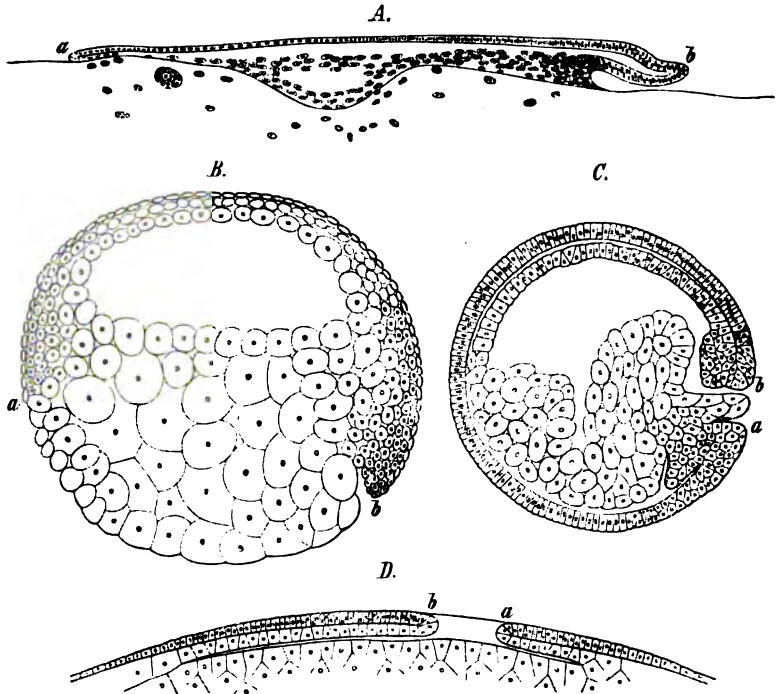
Am einfachsten, typischsten und reinsten läuft die Gastrulation

beim *Amphioxus* ab, indem sich durch polare Einstülpung einer einschichtigen Blastosphäre eine Gastrula bildet, die in allen Charakteren mit einer »Archigastrula« im Sinne HAECKEL's übereinstimmt, nur dass sie bereits eine deutliche bilaterale Symmetrie zeigt (HATSCHEK). Komplizirter gestalten sich die Verhältnisse bei den Cyclostomen. Die relativ geringe Ausdehnung der Furchungshöhle bei gleichzeitiger Vermehrung und Vergrößerung der entodermalen Elemente muss nothwendig einen störenden oder modificirenden Einfluss auf die Gastrulation nehmen; immerhin findet aber auch hier, wie wir durch die älteren Untersuchungen M. SCHULTZE's und die neueren SCOTT's wissen, eine wahre Invagination der verhältnismäßig dickwandigen Blastula statt. Wichtig ist dabei, dass die Einstülpung nicht central in die Entodermzellenmasse hinein erfolgt, sondern excentrisch in der Weise, dass die meisten und dotterreichsten Entodermzellen an die ventrale Seite des Urdarmes zu liegen kommen. So kommt eine Gastrula zu Stande, die HAECKEL bekanntlich als »Amphigastrula« bezeichnet hat; wie die Gastrula des *Amphioxus* trägt auch sie bereits einen bilateralen Typus zur Schau.

Noch mehr müssen sich natürlich die Verhältnisse compliciren, wenn, wie dies auf dem Wege von den Cyclostomen zu den Sela-chiern geschehen ist, der Nahrungsdotter so bedeutend anwächst, dass eine totale Durchfurchung nicht mehr möglich ist. Die aus der Furchung hervorgehende Blastula können wir uns wieder, wie beim *Amphioxus* und den Cyclostomen, aus zwei Hälften, einer ektodermalen und entodermalen, zusammengesetzt denken; aber die beiden Hälften sind von ungemein verschiedener Größe, indem die entodermale Hälfte außer den zelligen Elementen, die später zum inneren Keimblatte werden, auch noch den mächtigen Nahrungsdotter umfasst. An der Grenze zwischen beiden Hälften wird die Einstülpung erfolgen müssen; sie wird aber nicht im ganzen Umfange der Blastula, also längs der ganzen Grenze, gleichmäßig erfolgen — was einer rein polaren Einstülpung entsprechen würde — sondern wie bei den Cyclostomen excentrisch beginnen; und zwar wird sie an der Stelle auftreten, wo sie sich bei den Cyclostomen zuerst bemerkbar macht, also in der Mitte der hinteren Hälfte jener Grenze. Von hier setzt sich die Einstülpung allmählich nach den Seiten und nach vorn fort, wobei sie aber an Tiefe mehr und mehr abnimmt. Die größte Tiefe wird sie an der Stelle ihres ersten Auftretens, also hinten, erreichen. So wird sich also eine Gastrula ausbilden, welche auf dem Sagittalschnitte das in umstehender

Fig. 2 *A* nach einer *Pristiurus*gastrula gezeichnete Bild geben wird. Es stimmt dieses Bild ungefähr mit dem Bilde überein, das HAECKEL

Fig. 2.



*A* Gastrula von *Pristiurus*; *B* Gastrula von *Acipenser* nach SALENSKY; *C* Gastrula von *Triton* nach O. HEERWIG; *D* Schema einer Protamniotengastrula; *a* und *b* Urmundränder.

von einer »Discogastrula« entworfen hat; natürlich wird auch diese Gastrula die bilaterale Symmetrie deutlich erkennen lassen<sup>1</sup>. Es

<sup>1</sup> Die hier gegebene Darstellung der Gastrulation der Selachier stimmt mit der Darstellung, die kürzlich RÜCKERT in seiner Schrift: »Zur Keimblattbildung bei Selachiern. Ein Beitrag zur Lehre vom Parablast. München 1885« gegeben hat, nicht überein. RÜCKERT vergleicht die Keimscheibe der Haie mit den animalen Furchungsprodukten, den Nahrungsdotter nebst den »Merocyten« (Dotterzellen) mit den vegetativen Furchungsprodukten eines holoblastischen Eies. Wenn ich seine Auseinandersetzungen recht verstehe, so bezeichnet er die Keimscheibe als Morula. Die Zellen dieser Morula sollen nun »ausschließlich zur Ektoblastbildung« verwendet werden, während »das untere Keimblatt dadurch zu Stande kommt, dass zahlreiche, von den Merocyten ausgebildete Zellen sich vom Dotter ablösen und in den Binnenraum der Keimböhle gelangen.« Diese Anfangs locker gefügten Zellen sollen sich nun »zu einer geschlossenen

braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass der vordere Rand einer solchen Selachiergastrula (Fig. 2 *A*, *a*) dem ventralen, der hintere (*A*, *b*) dem dorsalen Urmundrande der Amphioxusgastrula entspricht; wir brauchen uns ja nur den Nahrungsdotter weggenommen und die Gastrula zusammengebogen zu denken, um ein der Amphioxusgastrula ähnliches Bild zu bekommen.

Scheinbar einfacher verläuft die Gastrulation, wenn, wie bei den Ganoiden, die Menge des Nahrungsdotters wieder bedeutend abnimmt und wieder eine totale Durchfurchung des Eies möglich wird. Die nebenstehende Figur *B* zeigt uns, nach SALENSKY, die Gastrula eines Acipenser beim Beginn ihrer Bildung. Auch hier können wir wieder einen vorderen und hinteren Urmundrand (*a* und *b*) unterscheiden, von denen jener dem ventralen, dieser dem dorsalen Urmundrande des Amphioxus entspricht; aus dem weiten Blastoporus sehen wir den großen, aber vollständig durchfurchten Dotter hervorragen. Noch größer als bei den Knorpelganoiden ist der Nahrungsdotter bei den Knochenganoiden, welche in dieser Beziehung einen Übergang zu den Teleostiern zu bilden scheinen (Lepidosteus, BALFOUR).

Von den Ganoiden an aufwärts trennen sich die Wege der Wirbelthiere, indem sich von ihnen nach der einen Seite die Knochenfische, nach der anderen die Dipnoer und Amphibien ableiten. Mit der Zunahme des Nahrungsdotters bei den Knochenfischen ist auch die Gastrulation wieder modificirt worden. Wir können uns ganz wohl vorstellen, wie aus einer Amphigastrula eines Acipenser oder Lepidosteus bei abermaliger Vermehrung des Dotters und der

Lage aufreihen« und dadurch ein Keimblatt im eigentlichen Sinne des Wortes bilden. Diese »Aufreihung« erfolgt zunächst am Rande, vor Allem am Hinterende und schreitet von hier nach den Seiten und nach vorn fort. Die aufgereihe Entoblastschicht löst sich sodann vom Dotter ab, so dass zwischen beiden eine Höhle, die Urdarmhöhle, entsteht. Eine Einstülpung soll nicht vollkommen; RÜCKERT spricht nur von einer »Pseudoinvagination«.

Ich habe mich bei obiger Darstellung an meine eigenen Präparate gehalten; diese scheinen mir keinen Zweifel an einer Invagination zuzulassen. Im Übrigen will ich nicht darüber rechten, was man eine »Morula« zu nennen habe, und es auch für dies Mal unterlassen, von der Bedeutung der »Merozyten« zu sprechen. In wesentlich demselben Sinne hat sich in neuester Zeit auch KASTSCHENKO angesprochen. Er sagt: »Die Bildung des Entoblasts erfolgt in Folge der Invagination der äußeren Oberfläche der Keimscheibe, nicht durch die Auswanderung und Anhäufung der Dotterkerne, wie es SCHULTZ und RÜCKERT behaupten.« (KASTSCHENKO, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryo. Anat. Anz. 1888. Nr. 16.)



dadurch bedingten Unmöglichkeit einer vollständigen Durchfurchung wieder eine Discogastrula ähnlich der der Selachier entstehen muss. Ich kann mich in der Auffassung der Gastrulation der Knochenfische im Allgemeinen den jüngsten Erörterungen ZIEGLER's anschließen. Andererseits wird bei weiterer Abnahme des Nahrungsdotters eine Gastrula entstehen müssen, wie sie O. HERTWIG von Triton beschrieben hat (Fig. 2 C). Der Blastoporus bildet hier eine verhältnismäßig kleine Öffnung, aus der ein Theil der Dotterzellen als sog. Dotterpfropf hervorsieht. Die Ähnlichkeit einer solchen Amphibiengastrula mit einer Ganoidengastrula ist nicht zu verkennen. Die Kleinheit des Blastoporus, die selbst nur die natürliche Folge der geringen Dottermenge ist, bringt es mit sich, dass wir nun nicht mehr einen vorderen und hinteren, sondern wieder, wie beim Amphioxus und den Cyclostomen, einen dorsalen und ventralen Urmundrand zu unterscheiden haben. Der dorsale Rand entspricht dem hinteren, der ventrale dem vorderen Urmundrande einer Selachiergastrula.

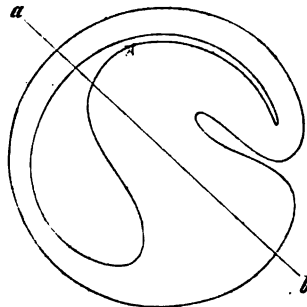
Bis hierher liegen die Verhältnisse relativ einfach. Mit dem abermaligen Anwachsen des Nahrungsdotters bei den Protamnioten bilden sich aber Verhältnisse aus, die auf den ersten Blick jede Ähnlichkeit mit den bisher beschriebenen Gastrulaformen vermissen lassen. Indessen scheint es mir, dass es nur einiger Überlegung bedarf, um auch hier die Homologien wieder zu erkennen. Halten wir uns zunächst das Bild der Amphibiengastrula vor Augen und fragen wir uns, wo beim abermaligen Auftreten eines Nahrungsdotters dieser wieder erscheinen werde. Es müsste gewiss mit ganz eigenthümlichen Dingen zugehen, wenn sich zunächst der Dotterpfropf vergrößerte und den Blastoporus aus einander drängte, um Verhältnisse zu schaffen, wie sie die Ganoiden zeigen, von denen wir dann bei weiterer Vermehrung des Dotters mit geringer Mühe das Bild einer Discogastrula ableiten könnten. Gegen die Annahme einer derartigen Größenzunahme des Nahrungsdotters spricht auch der Umstand, dass trotz vieler darauf gerichteter Aufmerksamkeit bisher in keinem Falle bei einem Amnioten eine Discogastrula ähnlich jener der Selachier oder Knochenfische hat nachgewiesen werden können.

Bei der Betrachtung der Amphibiengastrula sehen wir aber, dass der Dotterpfropf nur den kleinsten Theil des Nahrungsdotters umfasst, dass dagegen die Hauptmasse der Dotterzellen an der ventralen Wand des Urdarmes, also vor und ventralwärts vom

Blastoporus angesammelt ist. Es ist daher viel wahrscheinlicher, anzunehmen, dass der Nahrungsdotter bei den Protamnioten dort wieder aufgetreten sei, wo die Hauptmasse der Dotterzellen bei ihren Vorfahren aus der Amphibienreihe gelegen war, also vor und ventralwärts vom Blastoporus. Wir würden daher von der Gastrula eines Protamnioten ein Bild erhalten müssen, ähnlich dem, welches ich in der Fig. 2 *D* entworfen habe.

Verfolgen wir nun in Gedanken die Entwicklung eines solchen Keimes vom Beginn der Furchung an. Da der Nahrungsdotter, unserer Annahme gemäß, keine rein polare Lage hatte, sondern excentrisch angeordnet war, musste natürlich auch der animale Pol aus der Mitte des Bildungsdotters nach vorn verschoben sein. In Folge dessen wird auch die Furchung eine mehr oder weniger auffallende Excentricität gezeigt haben müssen. Aus der Furchung wird sich eine Keimscheibe gebildet haben, die flächenhaft auf dem Nahrungsdotter ausgebreitet war und die excentrische Anordnung der Furchungskugeln noch erkennen ließ. An einer Stelle der Keimscheibe, die dem Hinterrande näher gelegen war als dem Vorderrande, wird sich eine Einstülpung gebildet haben, die sich namentlich nach vorn erheblich vertiefte und zur Bildung des Urdarmes führte. Der Vorderrand der Einstülpungsöffnung wird, wie ein Vergleich der Figuren *C* und *D* zeigt, dem dorsalen, der Hinterrand dem ventralen Urmundrande der Amphibien entsprochen haben. Eine solche Gastrula wird einige Ähnlichkeit mit einer »Perigastrula«, wie sie sich etwa bei *Astacus* findet, gezeigt haben. Immerhin wird sie sich aber von einer solchen dadurch unterscheiden haben, dass das Blastoderm nicht den ganzen Dotter einhüllte, sondern eine kleine Scheibe an dessen Oberfläche bildete. Andererseits tritt aber auch

Fig. 3.



die Differenz gegenüber einer Discogastrula eines Selachiers (Fig. 2 *A*) oder Teleostiers scharf genug hervor; hier erfolgt die Einstülpung am Rande der Keimscheibe, dort hinter der Mitte der

oberen Fläche. Ich will daher diese Form der Gastrula als Epigastrula bezeichnen.

Vielleicht wird die Ableitung einer solchen Epigastrula von der

Amphigastrula der Amphibien noch verständlicher werden, wenn wir von dem Bilde ausgehen, welches der Keim von Triton im Stadium der beginnenden Einstülpung zeigt (s. umstehende Fig. 3). Man denke sich einen solchen Keim durch die Schnittebene  $a\ b$  in zwei Hälften zerlegt und die linke untere Hälfte durch einen mächtigen Nahrungsdotter ersetzt, welchem die rechte obere Hälfte flächenhaft ausgebreitet aufliegt. Man wird nun erkennen, dass der animale Pol nicht der Mitte der Keimscheibe entsprechen kann, sondern weiter vorn gelegen sein muss, und dass ferner die Einstülpungsöffnung der hinteren Hälfte der Keimscheibe angehören muss.

Von dem hypothetischen Bilde einer solchen Protamniotengastrula lässt sich nun ohne Schwierigkeit das Bild ableiten, welches die Keimscheibe der Amnioten im Gastrulastadium darbietet. Dabei haben wir nur zwei Momente zu bedenken. Fürs Erste sehen wir im Laufe der Entwicklung der Wirbelthiere und Wirbellosen oft und oft den Fall eintreten, dass ein Organ, das ursprünglich in Form einer hohlen Einstülpung entstand, bei nahe verwandten Thieren als solide Wucherung auftritt. Ich brauche nur an die Bildung des Centralnervensystems der Knochenfische oder an die Entwicklung vieler Drüsen zu erinnern. So wird also auch an die Stelle einer hohlen Einstülpung des Urdarmes eine solide Wucherung des betreffenden Keimscheibenbezirkes treten können. Es werden sich aber auch beide Prozesse kombiniren können, so zwar, dass vom Grunde einer Einstülpung, die nicht mehr die ursprüngliche Tiefe erreicht, eine solide Wucherung ausgeht; auch dafür ließen sich zahlreiche Beispiele anführen.

Fürs Zweite haben wir uns vor Augen zu halten, dass sich die Zellen des Keimes mehr und mehr von den Bestandtheilen des Nahrungsdotters befreien können und dass die Funktion, Träger des Dotters zu sein, von einer verhältnismäßig geringen Zahl von Embryonalzellen übernommen werden kann. Wir wissen, dass, wenn die Menge des Deutoplasmas eine geringe ist, wie z. B. beim Amphioxus, alle Zellen des Keimes ungefähr im gleichen Grade damit erfüllt sind; nimmt die Menge zu, wie bei den Amphibien, so erscheinen vorwiegend die Entodermzellen als Träger des Deutoplasmas, und wenn, wie bei den Sauropsiden und wohl auch bei den Protamnioten, der Nahrungsdotter zu einer ungemein mächtigen Masse anwächst, so wird es dazu kommen können, dass nur ein Theil des Entoderms die Funktion beibehält, Deutoplasmaträger zu sein. Wir haben hierin eine Art Arbeitstheilung zu erblicken, welche, wie

ich glaube, das stetige Anwachsen des Nahrungsdotters mit sich bringen kann: die Zellen, welche den Dotter enthalten, haben so zu sagen auch die Pflicht, ihn zu verarbeiten und sie können daher nicht in derselben Weise wie ihre Genossen, Antheil an dem Aufbau des Embryo nehmen. Es wird sich also diejenige Schicht des Entoderms, die dem Dotter direkt aufliegt, in einen gewissen Gegensatz zu dem übrigen Entoderm stellen, ein Gegensatz, der in einer mehr oder weniger scharfen Scheidung des Entoderms in ein embryonales und ein Dotterentoderm zum Ausdrucke kommen muss.

Wenn wir von diesen Gesichtspunkten die Gastrulation der Amnioten betrachten, so erscheinen uns in der That die Vorgänge ziemlich leicht verständlich. Was zunächst die Reptilien betrifft, so bietet, wie wir aus den schönen Untersuchungen KUPFFER's wissen, eine Oberflächenansicht einer Gastrula einer Eidechse oder Schildkröte ein sehr einfaches Bild. Man sieht hier im hinteren Bezirke der Keimscheibe, dem Hinterrande genähert, eine ziemlich tiefe, nach vorn und unten eindringende Grube, deren Eingangsöffnung, wie es scheint, in der Form variiren kann. Sagittalschnitte zeigen nun, wie aus den Untersuchungen KUPFFER's sowohl, als auch STRAHL's, WELDON's und BALFOUR's hervorgeht, dass vom Boden und den Wänden dieser Grube eine solide Zellwucherung ausgeht, die sich allmählich über den Dotter ausbreitet. Unter dieser Zellmasse, dem Dotter dicht aufliegend, findet sich nach KUPFFER eine dünne Lage platter Zellen (Paraderm oder Dotterblatt), die wir nach dem oben Gesagten mit einem Theil der Dotterzellen der Amphibien zu vergleichen und also vom Entoderm abzuleiten haben.

Nicht viel komplicirter sind die Verhältnisse, die eine Vogelgastrula zeigt. Statt einer Grube sehen wir hier an der Oberfläche der hinteren Keimscheibenhälfte eine sagittale Rinne, die bekannte Primitivrinne, auftreten und von den Wänden und dem Boden dieser Rinne geht, wie Schnitte zeigen, wieder eine Wucherung aus, die sich, wie bei den Reptilien, über den Dotter ausbreitet. Auch hier findet sich wieder nach KUPFFER über dem Dotter ein einschichtiges Paraderm, das, wie es scheint, in den ersten Stadien der Bildung des Primitivstreifens ziemlich scharf von den darüber liegenden Zellen getrennt ist.

Nach dem früher über das wiederholte Auftreten und Verschwinden des Nahrungsdotters Gesagten dürfen wir wohl erwarten, dass die tertiär holoblastischen Säugethierkeime auch in Beziehung auf die Gastrulation nicht unerhebliche Modifikationen aufweisen

werden. Wir stehen nun hier zunächst der interessanten Erscheinung gegenüber, dass die Zellen des Keimes sich schon ungemein frühzeitig in zwei Gruppen sondern, deren eine die Zellen des Dotterblattes, deren andere alle übrigen Zellen hervorgehen lässt. Ja, nach einer älteren Arbeit VAN BENEDEN's scheint es, dass diese Sonderung sich schon im Zweizellenstadium des Keimes vollzieht. So ist also bei den Säugethieren zwar der Dotter geschwunden, aber das Dotterblatt, das sie von den Protamnioten geerbt haben, ist erhalten geblieben. Diese Vorgänge, und damit auch manche andere, die Gastrulation der Amnioten begleitende Erscheinungen sind erst durch die neuesten Mittheilungen VAN BENEDEN's unserem Verständnisse näher gerückt worden.

So haben uns also unsere Betrachtungen wieder zu der, schon von so vielen Forschern ausgesprochenen Ansicht geführt, dass die Primitivrinne dem Urmund und der Primitivstreifen den verwachsenen Urmundrändern der Anamnier entsprechen. Während aber die meisten Forscher, und namentlich auch RAUBER, der zuerst den Gedanken einer Homologie von Primitivrinne und Urmund aussprach, auch im Keimscheibenrand einen — allerdings außerembryonalen — Theil des Urmundes erblickten, muss ich diesen, sowie es auch von O. HERTWIG geschehen ist, lediglich als »Umwachsungsrand« der Keimscheibe bezeichnen und jede Homologie desselben mit dem Urmund in Abrede stellen. Meine Auseinandersetzungen haben aber auch gezeigt, dass das vordere Ende der Primitivrinne, an welchem bei den Säugethieren der HENSEN'sche Knoten gelegen ist, dem dorsalen, das hintere dem ventralen Blastoporusrande der Amphibien zu homologisiren ist. Es entsprechen also in der Wirbelthierreihe einander: erstens dorsaler Urmundrand des Amphioxus, der Cyclostomen und der Amphibien, hinterer Urmundrand der Selachier, Ganoiden und Knochenfische, Vorderende der Primitivrinne der Amnioten; zweitens ventraler Urmundrand des Amphioxus, der Cyclostomen und der Amphibien, vorderer Urmundrand der Selachier, Ganoiden und Knochenfische, Hinterende der Primitivrinne der Amnioten<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Es ist wiederholt der Versuch gemacht worden, auch bei den Anamniern einen Primitivstreifen und eine Primitivrinne nachzuweisen. So sprechen KOWALEVSKY, OWSJANNIKOFF und WAGNER in ihrer Arbeit über »die Entwicklung der Stübe« von einem Primitivstreifen und einer Primitivrinne bei Acipenser, ohne aber eine Verschmelzung der Keimblätter im Bereiche des Primitivstreifens zu behaupten. — Auch KASTSCHENKO spricht in seiner neue-

Dass die hier entwickelte Auffassung von der Gastrulation der Amnioten richtig ist, geht aus zahlreichen Thatsachen hervor. Schon die Furchung zeigt bei den Amnioten bemerkenswerthe Differenzen gegenüber der Furchung der Anamnier. Während sie hier, wenigstens in den ersten Stadien, rein »central« verläuft<sup>1</sup>, so dass die erste und eben so auch die zweite Furche die Mitte des animalen Poles durchschneiden, und auch nach dem Durchschneiden der ersten Äquatorialfurche die Furchungskugeln symmetrisch um die Eiachse vertheilt sind, zeigt sie, so weit bekannt, bei den Amnioten von allem Anfang an einen auffallend excentrischen Verlauf. So haben OELLACHER vom unbefruchteten, KÖLLIKER vom befruchteten Hühnerei mitgetheilt, »dass die Furchung immer asymmetrisch vor

sten, oben citirten Abhandlung von einer Primitivrinne und von Primitivwülsten bei Selachiern. Er fügt übrigens seiner Bemerkung, dass »die Primitivrinne der Selachier mit der Mesoblastbildung nichts zu thun hat«, die Worte bei: »Übrigens scheint das Gebilde, welches man bei Selachiern als Primitivrinne zu bezeichnen pflegt, mit der Primitivrinne der Amnioten nicht homolog zu sein; die letztere scheint vielmehr der Verbindungslinie beider Caudallappen zu entsprechen.« KASTSCHENKO's Primitivrinne ist meine »Rückenrinne«, seine Primitivwülste sind meine »Rückenwülste«. — Schon vor längerer Zeit hat JOHNSON (Quart. Journ. 1854) bei Triton einen Primitivstreifen und eine Primitivrinne beschrieben. Was JOHNSON Primitivrinne (»primitive groove«) nennt, ist indessen nichts Anderes als die »Rückenrinne« HERTWIG's (sillon médian oder sillon primitive BAMBEKE's). Sie soll sich über den größeren Theil der Rückenfläche erstrecken. In ihrem Bereiche sollen Ektoderm, Entoderm und Mesoderm verschmolzen sein; ganz vorn soll das Mesoderm bloß mit dem Entoderm in Verbindung stehen. JOHNSON tritt daher den Angaben SCOTT's und OSBORN's, O. HERTWIG's und BAMBEKE's entgegen. Die Abbildungen, die JOHNSON seiner Abhandlung beigibt, sind nicht geeignet, das Vertrauen zu seinen Angaben zu erhöhen. — Ganz ähnliche Ansichten wie JOHNSON hat kürzlich O. SCHULTZE entwickelt. Indem ich mich einer Kritik seiner Angaben einstweilen, so lange mir nicht selbst Beobachtungen zu Gebote stehen, enthalte, bemerke ich nur, dass ich mich in der Beurtheilung der SCHULTZE'schen Präparate der Bemerkung von BENEDEN's (Verh. der anat. Gesellsch. 1888. pag. 152) nicht anschließen kann.

<sup>1</sup> Hinsichtlich der Furchung der Petromyzonten hat CALBERLA mitgetheilt, dass schon die ersten zwei Furchungskugeln von ungleicher Größe seien und sich im weiteren Verlaufe die kleinere stets rascher furcht als die große und deren Abkümmfinge. Dies würde einer Excentricität der Furchung entsprechen. CALBERLA's Angabe ist aber, wie es scheint mit Recht, später von SCOTT und NUEL bestritten worden. Beide stimmen darin überein, dass die Furchung Anfangs eine gleichmäßige sei (CALBERLA, Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten. Morph. Jahrbuch. Bd. III. pag. 246. — SCOTT, l. c. pag. 112—114. — NUEL, Quelques phases du développ. du Petromyzon Planeri. Arch. d. Biol. Bd. II. pag. 409).

sich geht, so dass ohne Ausnahme die eine Hälfte der Keimscheibe in der Zerklüftung der anderen voran ist und die Hauptmasse der Kugeln und eben so die kleineren Segmente und kleineren Kugeln der einen Hälfte der Keimscheibe angehören und der Mittelpunkt des Feldes mit Furchungskugeln excentrisch liegt. Es ist ferner auch gewiss auffallend, dass die Eier der Säugethiere, obwohl sie nur eine sehr geringe Menge von Nahrungsdotter besitzen und in dieser Beziehung am meisten Ähnlichkeit mit den Eiern des Amphioxus zeigen, sich doch vom ersten Anfang an inäqual furchen. Es hat sich namentlich aus den Untersuchungen VAN BENEDEN's und JULIN's<sup>1</sup> über die erste Entwicklung der Fledermäuse ergeben, dass schon die erste Furche das Ei in zwei ungleich große Hälften theilt und dass diese Ungleichheit auch in den späteren Stadien erhalten bleibt.

Schon KÖLLIKER hat die excentrische Anordnung der Furchungskugeln und Furchungssegmente der Hühnerkeimscheibe mit dem excentrischen Auftreten des Primitivstreifens in Zusammenhang gebracht und die Vermuthung ausgesprochen, »dass der schneller sich furchende Theil zum späteren hinteren Theile des Blastoderma sich gestaltet, in dem die ersten Spuren des Embryo entstehen«. Wenn ich nun auch die excentrische Lage des Primitivstreifens mit KÖLLIKER in Zusammenhang bringen möchte mit dem excentrischen Ablauf der Furchung, so scheint es mir doch aus den oben angeführten Gründen wahrscheinlicher, dass der schneller sich furchende Theil der Keimscheibe deren vorderer Hälfte entspricht, innerhalb welcher später die Medullarplatten zur ersten Anlage kommen. Dafür spricht auch der Umstand, dass sowohl bei den Vögeln als bei den Säugethiere zur Zeit, wenn der Primitivstreifen auftritt, das Ektoderm der vorderen Keimscheibenhälfte aus zahlreicheren, kleineren und höheren Elementen besteht als das der hinteren Hälfte.

Noch nachdrücklicher als die Art der Furchung sprechen andere Thatsachen zu Gunsten meiner Auffassung der Gastrulation der Wirbelthiere und speciell der Amnioten. Es sind dies namentlich folgende Thatsachen: 1) die Bildung des Mesoderms; 2) die Entstehung des Canalis neurentericus und 3) die Bildung des Blutes.

<sup>1</sup> E. VAN BENEDEN und CH. JULIN, Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'oeuf chez les Cheiroptères. Arch. de Biol. Bd. I.

Von der Bildung des Mesoderms soll später die Rede sein. Was die Entstehung des *Canalis neurentericus* betrifft, so ist es vor Allem wichtig, die Stelle des Embryo oder der Keimscheibe genau ins Auge zu fassen, an der dieser Kanal zur Entwicklung kommt. Nun sehen wir, dass dieser Kanal, der sich bekanntlich schon beim *Amphioxus* findet und daher als uraltes Erbstück aller Wirbelthiere zu betrachten ist, bei den Selachiern am hinteren Rande der Keimscheibe, bei den Amphibien an der dorsalen Blastoporuslippe und bei den Amnioten am Vorderende der Primitivrinne zur Ausbildung kommt. Es sind dies aber, wie früher aus einander gesetzt wurde, korrespondirende Keimbezirke. Dabei ist es gleichgültig, ob bei den Amnioten dieser Kanal früher oder später zum Durchbruche kommt. Bei der Gans tritt er nach GASSER erst im Stadium mit 14 Urvirbeln auf und ist am besten bei Embryonen mit 17—23 Urvirbeln entwickelt. Beim Huhn kommt er, wie es scheint, überhaupt nicht mehr zum Durchbruche. Es ist dies indessen, wie gesagt, ziemlich gleichgültig, eben so gleichgültig, wie etwa, zu welcher Zeit eine solide Drüsenanlage sich aushöhlt; wichtig ist dabei nur, dass sich eine solche überhaupt aushöhlt, wenn anders die Drüse noch funktionieren soll. Falls aber die Drüse rudimentär geworden ist und überhaupt nicht mehr in Funktion tritt, kann es auch bei der soliden Drüsenanlage sein Bewenden haben und die Ausbildung eines Lumens ganz entfallen. Dasselbe kann auch für den *Canalis neurentericus* gelten. Wir wissen nicht, ob er bei den Vorfahren der Wirbelthiere jemals eine funktionelle Bedeutung hatte oder ob er nur als embryonale Anpassungserscheinung anzusehen sei, die eine Beziehung auf fertige Zustände nicht zulässt<sup>1</sup>. Wichtig aber ist der Kanal in morphologischer Hinsicht, weil er uns homologe Keimbezirke anzeigt und desshalb betrachte ich sein Auftreten am

<sup>1</sup> Vor längerer Zeit hat KOWALEVSKY den Versuch gemacht, den *Canalis neurentericus* in phylogenetischem Sinne zu deuten (»Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus*« etc. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XIII. 1877). Er sagt: »Die sonderbare Bildung des Nervensystems bei den Embryonen vieler Wirbelthiere (*Amphioxus*, Amphibien, Störe, Plagiostomen), bei denen Darm- und Nervenrohr ein zusammenhängendes Rohr darstellen, lässt uns vermuthen, dass vielleicht solche Thierformen existirten oder auch existiren, welche ein dem Nervenrohr der Wirbelthiere homologes Rohr besitzen, obgleich dasselbe eine andere Funktion erfüllt, dass es z. B. ein Theil des Darmkanales sei« etc. Ich glaube nicht, dass diese Ansicht Vertreter gefunden hat.



Vorderende des Primitivstreifens als einen Beweis für die Richtigkeit meiner Ansicht.

Einen weiteren Beweis erblicke ich in der Bildung der ersten Blutinseln. Wie unlängst RÜCKERT mitgetheilt hat und ich bestätigen kann<sup>1</sup>, treten bei den Selachiern die ersten Blutinseln im vorderen Bezirke der Keimscheibe, in geringer Entfernung vom Rand, auf; sie bilden rundliche, scharf begrenzte Zellmassen, die zur Zeit ihrer Entstehung etwas unter der Dotteroberfläche gelegen sind. Bei den Amphibien erscheinen sie in der vor und ventralwärts vom Blastoporus gelegenen Dotterzellenmasse<sup>2</sup> und bei den Amnioten machen sie sich zuerst, wie ich oben vom Huhn mitgetheilt habe, in dem hinter dem Primitivstreifen gelegenen Keimscheibenbezirke bemerkbar. Das sind aber wieder Stellen, welche nach den oben gegebenen Auseinandersetzungen einander entsprechen müssen. Wollte man annehmen, dass die Gastrula der Amnioten eine Discogastrula sei, so würde man der Thatsache, dass die Blutinseln hier im hinteren, bei den Selachiern dagegen im vorderen Bezirke der Keimscheibe entstehen, ganz rathlos gegenüberstehen.

Endlich habe ich auch die Bildung des Mesoderms als einen Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung angeführt. Die Beziehungen des Mesoderms zum Primitivstreifen haben schon RAUBER, BALFOUR, DUVAL, KUPFFER, HEAPE, HERTWIG, und in jüngster Zeit namentlich VAN BENEDEN veranlasst, die Primitivrinne als Urmundrest und den Primitivstreifen als verwachsene Urmundränder aufzufassen. Ich glaube indessen, dass auch hinsichtlich der Mesodermbildung die Homologien noch weiter verfolgt werden können, als dies bisher geschehen ist.

Am einfachsten gestalten sich wieder die Verhältnisse beim Amphioxus. Hier bilden sich an der dorsalen Wand des Urdarmes, rechts und links von der Medianlinie zwei Falten, die von HATSCHKE sogenannten »Mesodermfalten«, welche von vorn nach hinten an Höhe abnehmen und schließlich flach im Entoderm auslaufen. Indessen dürfte es wohl gestattet sein, uns die beiden, vorn zu Falten erhobenen Mesodermstreifen nach hinten an den Seiten des Urmundes

<sup>1</sup> Ich bestätige RÜCKERT's Angaben ausdrücklich nur in Beziehung auf den Ort des ersten Auftretens der Blutinseln, nicht in Beziehung auf ihre Abstammung.

<sup>2</sup> GÖTTE sagt: Ich »kann alle meine Beobachtungen gar nicht anders deuten, als dass die Blutzellen bloß in der Dotterzellmasse entstehen« (Entw. der Unke. pag. 500).

bis zu den an der ventralen Urmundlippe gelegenen großen Entodermzellen, den »Polzellen des Mesoderms«, fortgesetzt zu denken. Wir hätten dann an den Mesodermstreifen jederseits zwei Abschnitte zu unterscheiden: einen vorderen, aus der dorsalen Wand des Urdarmes, und einen hinteren, aus dem Entoderm des Urmundrandes stammenden. Beide Abschnitte gehen ohne Unterbrechung in einander über. Den vorderen Abschnitt will ich als gastrales, den hinteren als peristomales Mesoderm bezeichnen. In beiden Abschnitten geht das Mesoderm aus dem Entoderm hervor.

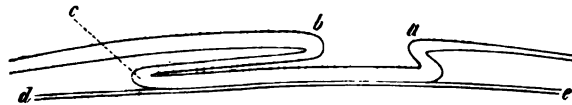
Auf diesen ungemein einfachen Bildungsmodus können die Vorgänge bei den Cranioten ohne Schwierigkeit bezogen werden. Wie beim Amphioxus müssen wir auch bei den Selachiern ein gastrales, von der dorsalen Wand des Urdarmes entstehendes, und ein peristomales Mesoderm unterscheiden. Das peristomale Mesoderm bietet aber, wie nach den Eigenthümlichkeiten der Gastrulation nicht anders zu erwarten ist, einige Besonderheiten dar. In Folge der durch den mächtigen Nahrungsdotter hervorgerufenen Erweiterung des Urmundes kann sich nämlich die Ursprungslinie des peristomalen Mesoderms nicht mehr wie beim Amphioxus in direkter Verlängerung der Ursprungslinie des gastralen Mesoderms nach hinten fortsetzen, sondern sie wird, dem Urmundrande folgend, seitlich abgelenkt werden. Daraus resultiren die eigenthümlichen Bilder, welche Querschnitte durch die hintere Keimscheibenhälfte im Stadium der Mesodermbildung geben, indem wir hier an jeder Querschnittshälfte das Mesoderm an zwei Stellen mit dem Entoderm im Zusammenhang sehen: einmal neben der Chordaplatte und dann am Keimscheibenrande. Wie beim Amphioxus gehen aber auch bei den Selachiern beide Abschnitte des Mesoderms aus dem Entoderm hervor.

Eben so einfach wie bei den Selachiern stellen sich die Verhältnisse bei den Amphibien. Wie die grundlegenden Untersuchungen O. HERTWIG's gezeigt haben, müssen wir auch hier zwei Abschnitte des Mesoderms unterscheiden, von denen der vordere durch Einfaltung des Entoderms neben der Chordaplatte, der hintere durch Einfaltung der entodermalen Lamelle des Umschlagsrandes entsteht. Jener entspricht also dem gastralen, dieser dem peristomalen Mesoderm der Selachier und des Amphioxus. Die geringe Ausdehnung des Urmundes bringt es mit sich, dass die Ursprungslinien beider Abschnitte ähnlich wie beim Amphioxus wieder in gerader Richtung in einander übergehen.

Scheinbar complicirter gestaltet sich die Mesodermbildung bei

den Amnioten. Es war im beschreibenden Theile wiederholt von den Beziehungen des Mesoderms zum Kopffortsatze des Primitivstreifens und zum Primitivstreifen selbst die Rede. Diese Beziehungen werden uns alsbald verständlich, wenn wir uns an das erinnern, was oben von der Gastrulation der Amnioten gesagt wurde. Wir müssen also bei der Beurtheilung der Mesodermbildung wieder von dem Bilde ausgehen, das eine Amniotengastrula darbietet. Wir wollen nun zum leichteren Verständnisse annehmen, es würde der Urdarm nicht als eine fast durchaus solide Zellwucherung entstehen, die nur an der Oberfläche eine relativ seichte Grube (Reptilien) oder sagittale Rinne (Vögel und Säugethiere) zeigt, sondern vielmehr in seiner ganzen Ausdehnung als hohle Einstülpung zur Ausbildung kommen. Auf einem medianen Sagittalschnitte würde sodann eine Amniotengastrula ungefähr folgendes Bild geben:

Fig. 4.

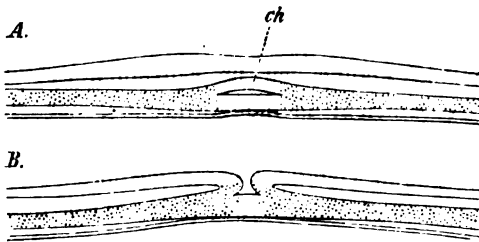


Die Strecke *a—b* würde dem Gastrulamund oder, mit Rücksicht auf die Amnioten, der Primitivrinne entsprechen; das von *b—c* vordringende Entodermsäckchen würde den Kopffortsatz vorstellen und die dünne über den Dotter ausgebreitete Schicht *de* würde das in der oben angegebenen Weise vom Entoderm abgeleitete Paroderm KUPFER's oder den Lecithophor VAN BENEDEN's repräsentiren. Es bleibt dabei im Grunde genommen ziemlich einerlei, ob und in welcher Ausdehnung etwa diese Schicht mit dem Boden des Entodermsäckchens in Zusammenhang steht. Regelmäßig tritt, wenn nicht schon früher ein solcher Zusammenhang besteht, in späterer Zeit eine Verbindung zwischen Paroderm und eigentlichem oder embryonalem Entoderm ein, so dass dann Gastralhöhle und Dotterhöhle einen einheitlichen Hohlraum bilden. Diese Auffassung entspricht in allen wesentlichen Punkten den Erörterungen, die VAN BENEDEN an seine Beobachtungen über die Keimblätterbildung der Säugethiere geknüpft hat<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Die hier gegebene Darstellung weicht von der in Würzburg gegebenen nur in so fern etwas ab, als ich in Folge der Mittheilungen VAN BENEDEN's

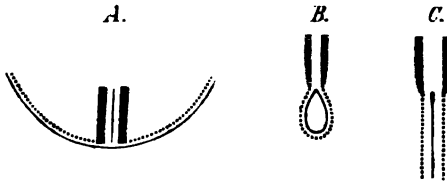
Die Beziehungen des Mesoderms zum Urdarm würden an Querschnitten durch den Kopffortsatz (Fig. 5 A) und die Primitivrinne (Fig. 5 B) sehr deutlich zum Ausdruck kommen. Die beiden Figuren entsprechen in jeder Hinsicht den tatsächlichen Verhältnissen, abgesehen davon, dass im Kopffortsatz ein spaltförmiges Lumen, wie ein solches etwas später bei den Säugethieren als »Chordakanal« auftritt, dargestellt ist und dass die Primitivrinne tiefer gezeichnet ist als sie in Wirklichkeit erscheint. Ferner besteht bei den Vögeln in den von mir untersuchten Stadien bereits eine Verbindung des Kopffortsatzes mit dem Dotterblatt oder Paraderm, die sich wahrscheinlich bald nach dem Auftreten des Primitivstreifens ausgebildet haben dürfte. Jedenfalls ist dieselbe, wie ich gezeigt habe, beim Beginn der Bildung des Kopffortsatzes schon vollzogen. Die dorsale Hälfte des Kopffortsatzes würde die eigentliche Chordaplatte vorstellen (*ch*).

Fig. 5.



Aus den beiden Figuren können wir ohne Weiteres entnehmen, dass das Mesoderm des Kopffortsatzes dem gastraln, das des Pri-

Fig. 6.



≡ Ursprungslinie des gastraln Mesoderms; ... Ursprungslinie des peristomalen Mesoderms:  
A Selachier; B Amphibien; C Amnioten.

mitivstreifens dem peristomalen Mesoderm der Anamnier entspricht. Die Beziehungen zum Urdarm und Urmund sind genau dieselben

den Begriff des Paraderms oder Lecithophors präziser gefasst habe, als es früher geschehen war.

wie bei den Amphibien oder Selachiern oder endlich beim Amphioxus, und wie hier nehmen auch bei den Amnioten beide Theile des Mesoderms aus dem Entoderm ihren Ursprung. In ähnlicher Weise wie bei den Amphibien gehen auch bei den Amnioten gastrales und peristomales Mesoderm kontinuierlich in einander über und wir können uns daher umstehendes Schema von den Beziehungen dieser beiden Theile zu einander entwerfen.

Es würde mich zu weit führen, wenn ich im Einzelnen zeigen wollte, wie sehr die hier vertretene Auffassung mit den Beobachtungen anderer Autoren, und namentlich KUPFFER's, übereinstimmt. Wenn ich auch nicht im Stande bin, mich den Ansichten des letztgenannten Forschers über die Gastrulation der meroblastischen Eier der Wirbelthiere anzuschließen, so muss ich doch hervorheben, dass unsere Kenntnisse über die erste Entwicklung durch seine Untersuchungen eine sehr wesentliche Förderung erfahren haben und dass die thatsächlichen Ergebnisse dieser Untersuchungen ohne irgend welche Schwierigkeit mit den hier mitgetheilten Schlussfolgerungen in Einklang gebracht werden können.

Eben so wenig glaube ich im Einzelnen ausführen zu sollen, in wie vielfacher Hinsicht meine Auffassung der Mesodermbildung mit derjenigen O. HERTWIG's übereinstimmt. Wie in vielen mehr oder weniger wichtigen Details stimme ich auch darin mit dem genannten Forscher überein, dass »das Einwachsen des Mesoblasts als ein Einfaltungsprocess epithelialer Lamellen zu deuten« sei. Der Einwand, der dagegen erhoben werden könnte, dass nämlich das Mesoderm der meisten Wirbelthiere als eine solide, scheinbar nicht aus zwei Epithelblättern bestehende Zellenmasse angelegt werde, ist von HERTWIG in treffender Weise zurückgewiesen worden. Damit dürfte auch der Abspaltungslehre der Boden entzogen sein; und wenn HIS meint, »die wirklich exakte, nicht auf bloße Scheineindrücke hinarbeitende Forschung lasse die ältere Abspaltungslehre immer noch in ihrem vollen Rechte bestehen«, so frage ich, auf wessen Seite »die auf bloße Scheineindrücke hinarbeitende Forschung« zu suchen sei.

Es erübrigt nur noch einen Vorgang kurz in Betracht zu ziehen, der für die Gesamtaufassung des Mesoderms von der größten Wichtigkeit ist. HATSCHKE hat gezeigt, dass beim Amphioxus die Ursegmente durch eine quere Abgliederung der Mesodermfalten entstehen und dass stets ein Ursegment hinter dem anderen zur Ausbildung kommt. Die Bildung der Ursegmente vollzieht sich also

hier lediglich am gastralen Mesoderm, während das peristomale unsegmentirt bleibt. Dasselbe ist, wie ich gegen RÜCKERT hervor-gehoben habe, auch bei den Selachiern der Fall; aber auch die Amphibien lassen, wie O. HERTWIG gezeigt hat, eine Segmentirung nur im Bereiche des gastralen Mesoderms erkennen. Das peristomale Mesoderm stellt eine Art indifferenten Bildungszone dar, die, so lange überhaupt ein Blastoporus vorhanden ist, keine Segmentirung erfährt. Dasselbe gilt endlich auch für das Mesoderm der Amnioten; auch hier treten die Urwirbel, wie alle verlässlichen Beobachtungen zeigen und wie ich gegen HIS betont habe, ausnahmslos vor dem Primitivstreifen, also im Bereiche des gastralen Mesoderms, auf, während das Mesoderm des Primitivstreifens selbst, so lange dieser existirt, unsegmentirt bleibt.

Die Metamerie des Wirbelthierkörpers nimmt also ihren Ausgang stets vom gastraln, nie vom peristomalen Mesoderm.

Ein anderes Moment von eben so allgemeiner Gültigkeit liegt in der Reihenfolge des Auftretens der Urwirbel. Gerade so wie beim Amphioxus stets Ursegment hinter Ursegment auftritt und nie eine Umkehrung dieser Entwicklungsfolge Platz greift, sieht man auch bei den Cranioten stets Urwirbel hinter Urwirbel auftreten. Ich habe mich davon durch meine eigenen Untersuchungen aufs bestimmteste überzeugt und werde darüber noch in meiner Arbeit über die Entwicklung des Wirbelthierkopfes genau berichten. Die gegentheiligen Angaben lassen sich meiner Ansicht nach auf eine Täuschung zurückführen, die dadurch hervorgerufen werden kann, dass der erste und älteste Urwirbel, der mit einigen der nächstfolgenden an dem Aufbau des Kopfes Theil nimmt und später als diskretes Segment verloren geht, bei keinem Cranioten vorn abgeschlossen ist, sondern stets kontinuierlich in das ungegliederte Mesoderm des Vorderkopfes übergeht. Dieser erste Urwirbel tritt ausnahmslos unmittelbar hinter jener Stelle auf, an der sich das Gehörbläschen bildet.

Ich gehe nun zu einer anderen, eben so wichtigen als schwierigen Frage über, zur Frage nach der Homologie des Mesoderms der Bilaterien. Es ist diese Frage vor mehreren Jahren von den Gebrüdern HERTWIG in Angriff genommen worden<sup>1</sup>. Sie

---

<sup>1</sup> OSC. und RICH. HERTWIG, Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XV. 1882.

sind dabei zu dem Schlusse gekommen, »dass man unter dem Worte ‚mittleres Keimblatt‘ bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst hat und dass es jetzt nothwendig ist, an Stelle des alten unbestimmten zwei neue schärfere Begriffe einzuführen«. Die beiden Bildungen, die man nach ihrer Ansicht streng aus einander zu halten habe, werden als »Mesoblast« und »Mesenchym« bezeichnet und folgendermaßen definirt: »Parietaler und visceraler Mesoblast oder die beiden mittleren Keimblätter entstehen durch Ausstülpung oder Einfaltung des Entoblasts, dessen Rest nun als sekundärer Entoblast vom primären unterschieden werden kann. Sie begrenzen einen neugebildeten Hohlraum, das Enterocoel, welches als abgeschnürtes Divertikel des Urdarmes zu betrachten ist. Wie die zweiblätterigen Thiere von der Gasträa, so sind die vierblätterigen von einer Cöloform ableitbar.

»Embryonale Zellen, welche einzeln aus dem epithelialen Verbande ausscheiden, halten wir für etwas von den Keimblättern Verschiedenes und legen ihnen den besonderen Namen der Mesenchymkeime oder Urzellen des Mesenchyms bei. Sie können sich sowohl bei zweiblätterigen als auch bei vierblätterigen Thieren entwickeln. Sie dienen dazu, zwischen den epithelialen Begrenzungslamellen ein mit zerstreuten Zellen versehenes Sekret- oder Bindegewebe zu erzeugen, dessen Zellen indessen gleich den epithelialen Elementen die mannigfachsten Differenzirungen eingehen können. So entstehen aus ihnen die zahlreichen Formen der Binde-substanz, Muskelfaserzellen, Nervengewebe, Blutgefäße und Blut. Das Sekretgewebe im einfachen oder im differenzirten Zustande mit allen seinen Derivaten bezeichnen wir als Mesenchym.«

Die Bezeichnungen »Ektoderm, Entoderm und Mesoderm« reserviren die Gebrüder HERTWIG für die Hauptschichten der ausgebildeten Thiere. Unter dem »Mesoderm« begreifen sie also »die Summe aller Gewebe und Organe, welche zwischen die beiden Begrenzungsschichten eingeschoben sind, mögen sie aus Mesenchymkeimen oder aus dem Mesoblast oder direkt aus einem der primären Keimblätter ihren Ursprung nehmen« (pag. 122).

Nach Maßgabe der Art, in welcher sich die mittlere Körperschicht anlegt, werden die Bilaterien in zwei große Hauptabtheilungen gebracht, die Pseudocoelien und die Enterocoelien. Zu den ersteren gehören die Mollusken und ein Theil der Würmer (Bryozoen, Rotatorien, Plattwürmer); zu den letzteren die übrigen Würmer (Nematoden, Chaetognathen, Brachiopoden, Anneliden und

Gephyreen), die Enteropneusten, wahrscheinlich die Tunicaten, ferner die Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten. Die Enterocoelien besitzen eine echte, von Epithel ausgekleidete, ursprünglich paarige und mit dem Darm communicirende Leibeshöhle, die Pseudocoelien oder Schizocoelien dagegen entweder keine oder eine durch ein Lückensystem repräsentirte oder endlich durch eine Konfluenz zahlreicher Spalträume entstandene Leibeshöhle.

Bevor ich auf diese, mit eben so viel Scharfsinn als Sachkenntnis durchgeführte Theorie genauer eingehe, ist es nothwendig, die einzelnen Gruppen der Bilaterien in Beziehung auf ihre Mesodermbildung vorzunehmen. Dabei werde ich das Wort »Mesoderm« nicht in dem von den Gebrüdern HERTWIG gebrauchten Sinne, sondern in seiner ursprünglichen Bedeutung, also gleichbedeutend mit der Bezeichnung »mittleres Keimblatt«, gebrauchen.

Die Echinodermen und Enteropneusten sollen in der folgenden Betrachtung bei Seite gelassen werden. Was die Echinodermen betrifft, so liegen allerdings sowohl mit Rücksicht auf die Organisation der Larven als auch hinsichtlich der ersten Entstehung des Mesoderms Beobachtungen vor, welche ihre Stammesverwandtschaft mit den Bilaterien darzuthun scheinen. So hat schon vor längerer Zeit SELENKA eine bilaterale Anordnung der ersten Mesodermzellen bei den Echiniden nachgewiesen<sup>1</sup>; sodann hat HATSCHKE mitgetheilt, »dass bei *Toxopneustes lividus* das Mesoderm auf zwei in der Medianebene einander berührende Zellen am Entodermpole der Blastula, die unter Theilungsvorgängen in die Furchungshöhle rücken, zurückzuführen ist.«<sup>2</sup> Diese Beobachtung wurde bald darauf von SELENKA für *Sphaerechinus granularis*, *Echinus microtuberculatus* und *Ophioglypha lacertosa* bestätigt; derselbe Forscher hat die beiden großen Mesodermzellen endlich auch bei *Synapta digitata* gefunden, wo sie nur relativ später auftreten als bei den Echiniden und Ophiuriden<sup>3</sup>. Auch SEMON hat neuerdings<sup>4</sup> betont,

<sup>1</sup> EMIL SELENKA, Keimblätter und Organanlage der Echiniden. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXXIII. 1880.

<sup>2</sup> B. HATSCHKE, Über Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Bd. III. pag. 30. 1880.

<sup>3</sup> EMIL SELENKA, Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Heft: Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.

<sup>4</sup> RICH. SEMON, Die Entwicklung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXII. N. F. Bd. XV. 1889.



dass „nicht daran zu zweifeln“ sei, dass die Echinodermen von bilateralen Geschöpfen abstammen, deren Grundform wahrscheinlich durch sitzende Lebensweise zu einer radiären abgeändert wurde. Indessen liegen in der Bildung der Vasoperitonealblase oder des »Vasocölomsackes« (SELENKA), sowie in dessen Zerfall in die Peritonealblasen (Cölomsäcke) und den Wassergefäßapparat, endlich in einer großen Menge anderer Eigenthümlichkeiten so merkwürdige Verhältnisse vor, dass es mir sehr gewagt scheint, die Echinodermen unter die übrigen Bilaterien einzureihen. Es bleibt immerhin zu bedenken, ob nicht vielleicht die Echinodermen selbständig und unabhängig von den übrigen Bilaterien sich von radiären Grundformen abgezweigt und zu bilateralen Formen entwickelt haben. Sollten sie aber dennoch mit den Bilaterien gleichen Ursprunges sein, so müssten sie sich schon ungemein frühzeitig, schon vor jenem Stadium, welches während der Ontogenese durch die Bildung der Vasoperitonealblase rekapitulirt wird, von dem gemeinsamen Stamm abgezweigt haben. In diesem Falle würde die Annahme einer Homologie ihres Mesoderms — aber selbstverständlich nur desjenigen Mesoderms, das aus den beiden großen Zellen hervorgeht — mit dem Mesoderm der Bilaterien zu rechtfertigen sein.

Eben so fraglich scheint mir die Stellung der Enteropneusten (Balanoglossus) zu sein. Wenn man sie zu den Würmern stellt, so geschieht dies wohl nur desshalb, weil man sie sonst nirgends unterzubringen weiß und weil man von Alters her in diese Klasse alle verwaisten Geschöpfe aufzunehmen pflegt.

Indem ich mich nun zu den zweifellosen Bilaterien wende, muss ich bemerken, dass über die Mesodermbildung vieler wichtiger Gruppen bisher entweder gar keine oder sehr widerspruchsvolle Angaben vorliegen. So theilt beispielsweise GÖTTE<sup>1</sup> hinsichtlich der Turbellarien mit, dass bei *Stylochopsis pilidium* n. sp. kein Mesoderm zur Sonderung komme, obwohl schon die Gastrula eine bilaterale Symmetrie zeige. Im Gegensatze hierzu stehen die zwar sehr eigenthümlichen, aber sehr bestimmten Angaben SELENKA's über die Bildung der Keimblätter bei den Seeplanarien<sup>2</sup>. Es sollen hier die vier, aus der zweiten Theilung hervorgegangenen Furchungskugeln oder

<sup>1</sup> AL. GÖTTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Heft. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882.

<sup>2</sup> E. SELENKA, Zur Entwicklungsgesch. der Seeplanarien. Leipzig 1881.

Dotterzellen zunächst gegen den aboralen Pol vier »Urektodermzellen« liefern, sodann vier »Urmesodermzellen« und schließlich gegen den vegetativen Pol oder die orale Seite vier »Urentodermzellen«. Die vier Dotterzellen selbst sollen später, nachdem eine von ihnen sich nochmals getheilt hat, ihre Kerne verlieren und zum Nahrungsdotter werden. Später soll jede Urmesodermzelle durch fortgesetzte Theilung einen Mesodermstreifen liefern. Es wären also hier vier Mesodermstreifen vorhanden. Ähnlich lauten die Angaben A. LANG's<sup>1</sup> über die Mesodermbildung von *Discocelis tigrina*. Auch nach ihm theilen sich die vier ersten Furchungskugeln durch eine Äquatorialfurchung in acht Zellen, von denen die vier kleineren wieder als »Urektodermzellen«, die vier größeren als »Urentodermzellen« bezeichnet werden. »Aus den vier Urentodermzellen sprossen vier oder zweimal vier radiär angeordnete Urmesodermzellen hervor« und erstere werden dadurch zu »Urenterodermzellen«. Diese selbst theilen sich in solche, welche zum Aufbau des Darmes verwendet werden und andere, die vom Embryo oder der Larve als »Nahrungsdotter« aufgebraucht werden. Die bilaterale Symmetrie soll dadurch zum Ausdruck kommen, dass eine der großen Enterodermzellen sich in zwei Hälften theilt, die sich mit den anderen drei mittleren Enterodermzellen so anordnen, dass je zwei derselben seitlich und eine unpaare nach vorn und oben zu liegen kommt.

Etwas besser scheinen unsere Kenntnisse hinsichtlich der Mesodermbildung der Rotatorien zu stehen. ZACHARIAS<sup>2</sup> giebt an, dass bei *Philodina roseola* sich am Ende der Furchung von der großen, durch ihr rothes Pigment leicht kenntlichen Entodermzelle zwei kleinere, hochroth gefärbte Zellen abtrennen, von denen es weiter heißt: »Ich stehe nicht an, diese rothen Zellen als die Anlage eines mittleren Keimblattes zu deuten, aus dem die Ovarien, die Muskeln, die Exkretionsgefäße und die keulenförmigen Organe (im Fuß) hervorgehen« (pag. 242). So gern ich dieser Angabe Glauben schenken möchte, muss ich doch bemerken, dass mir eine Beobachtung über das Schicksal der beiden Zellen lieber wäre als eine »Deutung«. Etwas anders lauten die Angaben TESSIN's<sup>3</sup> über die Entwicklung

<sup>1</sup> ARNOLD LANG, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Leipzig 1864. Aus »Fanna und Flora des Golfes von Neapel«.

<sup>2</sup> OTTO ZACHARIAS, Über Fortpflanzung und Entwicklung von *Rotifer vulgaris*. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XLI. 1865.

<sup>3</sup> G. TESSIN, Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XLIV. 1866.

von *Eosphora digitata*. Hier geht aus der Furchung, die schon frühzeitig eine bilaterale Symmetrie erkennen lässt, eine solide Blastula (*Sterroblastula* GÖTTE) und aus dieser durch Umwachsung eine solide Gastrula (*Sterrogastrula* GÖTTE) hervor. Schon an der Blastula machen sich drei, später sechs dunkle Zellen bemerkbar, welche nach Ausbildung der Gastrula am Vorderrande des Prostoma gelegen sind. Diese sechs Zellen werden alsbald in die Tiefe gedrängt und kommen zwischen Ektoderm und Entoderm zu liegen; dabei theilen sie sich. Sie bilden die Anlage des Mesoderms, das also »ektodermalen Ursprungs zu sein scheint«. Dieser scheinbar ektodermale Ursprung soll sich aus einer »sekundären Abänderung« des bei anderen Bilaterien beobachteten Entwicklungsmodus erklären lassen. Während ich mich mit diesen Erörterungen noch nothdürftig zu rechtfinden könnte, kommt aber bei der Mesodermbildung von *Eosphora* noch ein zweiter Punkt in Betracht, auf welchen TESSIN selbst mit Recht die Aufmerksamkeit lenkt. Die ersten Mesodermzellen liegen hier nämlich am Vorderrande des Gastrulamundes, nicht am Hinterrande, wie bei den übrigen Bilaterien. TESSIN beruft sich, um ein Analogon zu haben, auf REICHENBACH's Beobachtungen am Flusskrebs. Indessen muss doch im Auge behalten werden, dass beim Flusskrebs ein mächtiger Nahrungsdotter vorhanden ist und dass ein solcher einen störenden Einfluss auf die primitiven Lagebeziehungen des Mesoderms auszuüben im Stande ist.

TESSIN hält es übrigens nicht für unmöglich, dass sich »auf späteren Entwicklungsstadien vom Entoderm noch mesodermale Elemente absondern«. Von den beiden, von ZACHARIAS beschriebenen Zellen schreibt er, er sei »vollkommen überzeugt«, dass dieselben durchaus identisch mit den Zellen seien, die auch er als Mesodermzellen angesprochen habe. Er bestreitet nur ihren entodermalen Ursprung und meint, ZACHARIAS habe Vorn und Hinten verwechselt.

Aus dem Gesagten dürfte wohl hervorgehen, dass unsere Kenntnisse in Beziehung auf die Mesodermbildung der Rotatorien noch sehr im Argen liegen.

Besser steht es hinsichtlich der Nematoden und damit beginnt zugleich die lange Reihe derjenigen Arbeiten, die mir für das Verständnis der Mesodermbildung der Wirbellosen von Wichtigkeit zu sein scheinen. Auf die Angaben BÜTSCHLI's über die Mesodermbildung von *Cucullanus elegans* glaube ich nicht eingehen zu sollen, da GÖTTE, der die Nematodenentwicklung später untersuchte, die

Überzeugung ausspricht, dass BÜTSCHLI die Anlage des Nervensystems für die Mesodermanlage gehalten habe. Von größter Wichtigkeit sind dagegen die Beobachtungen GÖTTE's über die Entwicklung der *Rhabditis nigrovenosa*<sup>1</sup>. Über die Bildung des Mesoderms sagt GÖTTE: »Es ist bei *Rhabditis* die Abstammung des Mesoderms vom Entoderm und zwar vom caudalen Ende desselben besonders deutlich zu verfolgen. Das Hinausdrängen der beiden Mesoblasten (Urzellen des Mesoderms) aus der Tiefe bis über den Entodermrand hinaus geschieht so schnell und präcis, dass mir eine Verwechslung mit anderen gleichzeitigen Zellenverschiebungen unmöglich erscheint, während andererseits beim Übersehen gerade dieses einen Momentes der Ursprung der beiden bereits inmitten des Prostoma liegenden Zellen nicht leicht erkannt werden kann.« GÖTTE erwähnt noch, dass er einmal statt des Paares einen einzigen großen Mesoblasten gesehen habe, hebt aber ausdrücklich die paarige Anlage des Mesoderms als die Regel hervor. Später gehen aus den beiden Urzellen des Mesoderms zwei ventral verlaufende Mesodermstreifen hervor.

Eben so bestimmt lauten die Angaben HATSCHKE's über die Mesodermbildung der Bryozoen<sup>2</sup>. HATSCHKE theilt mit, dass sich bei *Pedicellina* schon sehr frühzeitig rechts und links neben dem Hinterende des schlitzförmigen Gastrulamundes zwei große, stark vorspringende Zellen bemerkbar machen, die Anfangs noch »vom Ektoderm unbedeckt sind und ihre Abstammung vom Entoderm ihrer Form und histologischen Beschaffenheit nach nicht verkennen lassen«. Diese beiden Zellen bilden die Anlage des mittleren Keimblattes. Sie rücken alsbald in die Tiefe und liefern später durch fortgesetzte Theilung die beiden Mesodermstreifen. Noch durch geraume Zeit bleiben am Hinterende jedes Streifens die beiden Urzellen durch ihre Größe und sonstigen Charaktere leicht kenntlich.

In ganz eigenartiger Weise vollzieht sich bekanntlich die Mesodermbildung bei den Chaetognathen. Nachdem zuerst KOWALEVSKY<sup>3</sup> einen eigenthümlichen Faltungsprocess des Entoderms der

<sup>1</sup> AL. GÖTTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Heft. Leipzig 1882.

<sup>2</sup> B. HATSCHKE, Embryonalentwicklung und Knospung von *Pedicellina echinata*. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXIX. 1877.

<sup>3</sup> A. KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Petersburg 1871.

Gastrula von Sagitta, der zur Bildung des Mesoderms führt, beschrieben hatte, wurde diese Beobachtung zwei Jahre später von BÜTSCHLI<sup>1</sup> aufs vollste bestätigt. Einige Jahre darauf hat O. HERTWIG<sup>2</sup> die Entwicklung von Sagitta aufs Neue untersucht und die Angaben seiner Vorgänger bestätigen und in einigen wichtigen Punkten erweitern können. Nach den übereinstimmenden Angaben aller dieser Autoren bilden sich zunächst an der aboralen und ventralen Wand des Urdarmes zwei Entodermfalten, die in die Urdarmhöhle hinein vorwachsen und, indem sie schließlich mit der oralen und dorsalen Wand verwachsen, eine vollständige Scheidung des ursprünglich einheitlichen Raumes in drei Räume bewirken. Der mittlere dieser Räume wird zur Darmhöhle, die beiden seitlichen zur Leibeshöhle; die beiden Epithellamellen, welche die Leibeshöhle gegen den Darm und das Ektoderm bekleiden, werden zum visceralen und parietalen Blatte des Mesoderms. Die Leibeshöhle ist also hier ein direktes Derivat der Urdarmhöhle und die Gebrüder HERTWIG erblicken daher in der Sagitta das Prototyp eines Enterocoeliers. Bei der in der Geschichte der Embryologie geradezu einzig dastehenden Übereinstimmung der Angaben der verschiedenen Autoren — die wohl darin den Grund hat, dass kein schlechter Untersucher über Sagitta gekommen ist — kann wohl kein Zweifel an der Richtigkeit derselben aufkommen.

In ganz ähnlicher Weise verläuft nach KOWALEVSKY<sup>3</sup> auch die Bildung des Mesoderms bei einem Theil der Brachiopoden (*Argiope Neapolitana*). Diese Beobachtung wurde später von SHIPLEY<sup>4</sup> bestätigt; seine lakonischen Worte lauten: »The blastosphere becomes slightly flattened at one pole and here an invagination takes place. The invaginated layer forms three cavities, namely in the centre the mesenteron, and two lateral cavities, which form the future body-cavity.«

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXIII. 1873.

<sup>2</sup> OSKAR HERTWIG, Die Chaetognathen. Ihre Anatomie, Systematik und Entwicklungsgeschichte. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XIV. Jena 1880.

<sup>3</sup> KOWALEVSKY, Untersuchungen über die Entwicklung der Brachiopoden. Nachrichten der kaiserl. Gesellschaft der Freunde der Naturerkenntnis, der Anthropologie und Ethnographie. Bd. XIV. Moskau 1874. (Russisch.) Nur im Referat HOYER's nach den vorläufigen Mittheilungen benutzt in SCHWALBE's Jahresbericht. Bd. II.

<sup>4</sup> ARTH. E. SHIPLEY, On the structure and development of *Argiope*. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. IV. 1893.

Ich reihe hier die zahlreichen Beobachtungen an, welche über die Mesodermbildung der Anneliden vorliegen, wobei ich chronologisch vorgehen werde. Die ersten bestimmten Angaben stammen von KOWALEVSKY<sup>1</sup> und beziehen sich auf *Euaxes* und *Lumbricus*. Wenn man die Zeichnungen, die KOWALEVSKY seiner Beschreibung der *Euaxes*-Entwicklung beigegeben hat, betrachtet, so kann man wohl kaum darüber im Zweifel bleiben, dass das Mesoderm hier wie bei so vielen anderen Formen aus zwei Zellen seinen Ursprung nimmt; diese Zellen sind durch besondere Größe ausgezeichnet und noch lange Zeit am Hinterende der beiden Mesodermstreifen leicht kenntlich. Indessen leitet KOWALEVSKY das Mesoderm nicht ausschließlich von diesen zwei Zellen ab, sondern lässt an dessen Bildung auch noch einige Zellen Theil nehmen, die ich für Ektodermzellen halten möchte. Bei *Lumbricus* ist es nach KOWALEVSKY jederseits nur eine Zelle, und zwar die dritte Entodermzelle, vom Hinterende des Gastrulamundes an gerechnet, welche zur Mesodermzelle wird. Indem sie aus der Reihe ihrer Genossen rückt und sodann durch Theilung zahlreiche kleinere Tochterzellen liefert, führt sie zur Bildung je eines Mesodermstreifens.

Diese Angaben KOWALEVSKY's sind, wie gesagt, die ersten bestimmten Angaben über Mesodermbildung der Anneliden, wie über die Entwicklung der Anneliden überhaupt, und man wird wohl bei aller Verehrung für KOWALEVSKY nicht fehl gehen, wenn man sie nicht bis auf den letzten Buchstaben für richtig hält.

Mehrere Jahre später folgten HATSCHKE's »Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden«<sup>2</sup>. Dieselben beziehen sich auf *Criodrilus* und *Polygordius*. Über die Mesodermbildung von *Criodrilus* theilt HATSCHKE mit, dass er in einem Stadium, welches der Gastrulation voransieht, zwei Zellen beobachtet habe, welche sich durch ihre eigenthümliche Lagerung von den übrigen Zellen unterschieden. Während nämlich diese noch »in einfacher Schicht um die Furchungshöhle gelagert« waren, lagen diese »zwei Zellen nach innen zu, von der Oberfläche ausgeschlossen«. In diesen Zellen vermuthet HATSCHKE die erste Mesodermanlage; ihre Abkunft konnte nicht festgestellt werden. »Nach Ablauf eines Processes, der zwischen Einstülpung und Umwachsung die Mitte hält«, sieht man am Hinterende

<sup>1</sup> KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden, Petersburg 1871.

<sup>2</sup> B. HATSCHKE, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. I. Wien 1878.

zwischen Ektoderm und Entoderm zwei Zellen, die zweifellos dem Mesoderm den Ursprung geben und wohl auch mit den erwähnten Zellen früherer Stadien identisch sein dürften. Diese beiden Zellen bauen nun, indem sie nach vorn zu kleinere Zellen produciren, jederseits einen Mesodermstreifen auf, an dessen Hinterende sie, wie ich mich selbst an HATSCHKE'S Präparaten überzeugt habe, noch in späten Stadien deutlich sichtbar sind. Bei Polygordius konnte die Entstehung des Mesoderms nicht beobachtet werden, da die jüngsten untersuchten Larven schon einen kurzen Mesodermstreifen hatten. Jedoch ist es von Wichtigkeit, dass HATSCHKE auch hier am Hinterende jedes Mesodermstreifens eine durch ihre Größe und ihren Körnchenreichthum ausgezeichnete Zelle auffinden konnte.

Ungefähr gleichzeitig erschien KLEINENBERG'S Abhandlung über die Entwicklung von *Lumbricus trapezoides*<sup>1</sup>. Er konnte ebenfalls die beiden großen Mesodermzellen nachweisen, ist jedoch der Ansicht, dass das Mesoderm auch noch vom Ektoderm aus entstehe. Damit stellt er sich in Gegensatz zu KOWALEVSKY und HATSCHKE.

Zwei Jahre später theilte HATSCHKE<sup>2</sup> die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Entwicklung von *Echiurus* mit. Das jüngste, zur Beobachtung gelangte Stadium war eine Trochophora. Über das Mesoderm dieser Larve schreibt HATSCHKE: »Im Rumpfe finden wir die sehr kurzen Mesodermstreifen, dem Ektoderm anliegend. Sie beginnen mit den zwei großen ovalen Polzellen, die dicht vor dem After, einander in der Medianlinie berührend, liegen. Sie zeigen jene eigenthümliche Furchungskugel- oder Eizellen-ähnliche Beschaffenheit, wodurch sie sich von den weiter differenzirten Zellen der übrigen Körpertheile unterscheiden, — ganz so, wie wir sie bei den anderen Anneliden (*Lumbricus*, *Criodrilus*, *Polygordius*), Mollusken (*Unio*, *Planorbis*, *Teredo*) und Bryozoen (*Pedicellina*) kennen gelernt haben. An diese Polzellen schließen sich nach vorn zu, jederseits erst in einfacher Reihe, nur ganz vorn zweireihig, die wenigen Zellen, welche die Mesodermstreifen zusammensetzen. Sie zeigen eine ähnliche indifferente Beschaffenheit.«

Nun folgen die Untersuchungen GÖTTE'S<sup>3</sup> über die Entwicklung

<sup>1</sup> N. KLEINENBERG, *Sullo sviluppo de Lumbricus trapezoides*. Napoli 1878.

<sup>2</sup> B. HATSCHKE, *Über Entwicklungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridae*. Arbeiten aus dem zoolog. Inst. zu Wien. Bd. III. Wien 1880.

<sup>3</sup> A. GÖTTE, *Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere*. I. Heft. Leipzig 1882.

der Chaetopoden. Nach GÖTTE ist das Mesoderm von Nereis Dumerilii schon im Stadium von neun Zellen gesondert; es theilt sich nämlich die größte der vier Entodermzellen des Achtzellenstadiums in zwei ungleich große Zellen, von denen die größere Entodermzelle bleibt, die andere den »Mesoblasten« vorstellt. Dieser theilt sich später während der Schließung des Prostoma in zwei Zellen, »welche symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene zwischen Ektoderm und Entoderm und zwar in der Nähe des Hinterendes der Prostomiallinie liegen«. Diese beiden Urzellen des Mesoderms liefern das gesamte Mesoderm, indem sie sich fortgesetzt theilen und zunächst die beiden Mesodermstreifen erzeugen. Ferner fand GÖTTE bei Spirorbis nautiloides ein Stadium, in welchem ebenfalls, wie Anfangs bei Nereis, ein großer »Mesoblast« zwischen Ektoderm und Entoderm gelegen war; daraus dürfte wohl hervorgehen, dass hier die Mesodermbildung in derselben Weise abläuft wie bei Nereis.

Ich lasse nun HATSCHKE's Darstellung der Mesodermentwicklung von Sipunculus nudus<sup>1</sup> folgen, obwohl HATSCHKE in überzeugender Weise dargethan hat, dass die Sipunculiden zu den Echiuriden in keiner näheren Verwandtschaft stehen und überhaupt höchst wahrscheinlich nicht von einer gegliederten Stammform abzuleiten sind<sup>2</sup>. Bei Sipunculus ist die bilaterale Symmetrie schon am Ende der Furchung deutlich ausgesprochen und die Elemente der Keimblätter sind zu dieser Zeit schon gesondert. Von den sieben Zellen des Entodermfeldes ist eine, die hinterste, durch besondere Größe ausgezeichnet; die Medianebene schneidet sie gerade in der Mitte. Während der Abflachung und Einstülpung des Entodermfeldes theilt sich diese Zelle in zwei gleiche, symmetrisch rechts und links von der Medianebene gelegene Hälften, welche die beiden Urzellen des Mesoderms vorstellen. Vor Schließung des Gastrulamundes rücken sie aus der Reihe der übrigen Zellen in die Tiefe. Sie liefern durch fortgesetzte Theilung die Mesodermstreifen, an deren Hinterende sie als »Polzellen« noch lange durch ihre Größe leicht kenntlich sind.

Bald nach der Veröffentlichung dieser Arbeit erschienen DRASCHKE's<sup>3</sup> »Beiträge zur Entwicklung der Polychaeten«, in denen er

<sup>1</sup> B. HATSCHKE, Über Entwicklung von Sipunculus nudus. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. V. Wien 1883.

<sup>2</sup> HATSCHKE ist der Ansicht, dass die Echiuriden eine Unterordnung der Chaetopoden bilden und die Klasse der Gephyreen aufzulösen sei.

<sup>3</sup> R. v. DRASCHKE, Beiträge zur Entwicklung der Polychaeten. I. Heft. Wien 1884.



an der Trochophora von *Pomatoceros triqueter* am Hinterende der Mesodermstreifen die Polzellen beschrieb.

Endlich sind noch die wichtigen Untersuchungen HATSCHKE's<sup>1</sup> über die Entwicklung von *Eupomatus uncinatus* Philippi (*Serpula uncinata*) hervorzuheben, die nicht bloß mit Rücksicht auf die Bildung des Mesoderms, sondern auch mit Rücksicht auf die Entwicklung der Anneliden überhaupt von größter Bedeutung sind. Bei *Eupomatus* sind schon im Stadium von sechzehn Zellen Ektoderm und primäres Entoderm (d. h. Entoderm + Mesoderm) gesondert. Später, nachdem sich die Zellen durch Theilung weiter vermehrt haben, sondern sich vom primären Entoderm zwei durch ihre Größe und Form kenntliche Zellen, welche die »Urzellen des Mesoderms« bilden. Diese sind schon im Stadium der Blastula vorhanden und haben wieder die typische Lage am Hinterende des Entodermfeldes. Sie liefern, nachdem sie in die Tiefe getückt sind, die beiden Mesodermstreifen, an deren Hinterende sie als »Polzellen« noch lange kenntlich bleiben.

Einige andere Abhandlungen über Annelidenentwicklung sollen noch am Ende der Litteraturübersicht Berücksichtigung finden.

In sehr eigenthümlicher Weise scheint die Mesodermbildung bei *Peripatus* zu verlaufen. Nach einem von BALFOUR<sup>2</sup> abgebildeten Querschnitt eines Embryo von sechs Segmenten scheint das Mesoderm hier in Form von paarigen Ausstülpungen der Urmundlippen zu entstehen. Es würde dann die Leibeshöhle in ähnlicher Weise wie bei *Sagitta* und *Argiope* direkt von der Urdarmhöhle abzuleiten sein. Da jedoch BALFOUR nur wenige und schlecht konservierte Embryonen zur Verfügung standen und auch der Embryo, welcher die erwähnte Bildung zeigte, schon weit über das erste Stadium der Mesodermbildung hinaus war, wird man gut thun, genauere Beobachtungen abzuwarten. Die spätere Publikation SEDGWICK's<sup>3</sup> giebt darüber keinen Aufschluss. Ganz abweichend von denen BALFOUR's sind die Angaben KENNEL's<sup>4</sup> über die Entwicklung von *Peripatus*.

<sup>1</sup> B. HATSCHKE, Entwicklung der Trochophora von *Eupomatus uncinatus* Philippi (*Serpula uncinata*). Arbeiten aus dem zoologischen Institut zu Wien. Bd. VI. Wien 1885.

<sup>2</sup> F. M. BALFOUR, The anatomy and development of *Peripatus capensis*. Quart. Journ. of micr. science. 1883.

<sup>3</sup> A. SEDGWICK, The development of *Peripatus capensis*. Quart. Journ. of micr. science. 1885.

<sup>4</sup> J. KENNEL, Arbeiten aus dem zool. zootom. Institute zu Würzburg. Bd. VII.

Sie lassen indess vielmehr den Wunsch nach abermaligen, von umfassenderen Gesichtspunkten aus unternommenen Untersuchungen rege werden, als dass sie einen befriedigenden Abschluss brächten.

Von besonderer Wichtigkeit sind die über die Mesodermbildung der Crustaceen vorliegenden Angaben. Es kommen hier vor Allem die trefflichen Arbeiten GROBBEN's in Betracht. Bei *Cetochilus septentrionalis*<sup>1</sup> macht sich die erste Ungleichheit in der Größe der einzelnen Elemente im Stadium von 32 Zellen bemerkbar. Die weitere Furchung, die von GROBBEN mit der größten Genauigkeit verfolgt wurde, führt dazu, dass sich an der ventralen Seite des bilateral-symmetrischen Keimes ein verhältnismäßig kleines Entodermzellenfeld bildet, an dessen Rand zwei Zellen liegen, die, wie die spätere Entwicklung lehrt, als die beiden Urzellen des Mesoderms aufzufassen sind. Es ist nun, wie wir später sehen werden, von dem größten theoretischen Interesse, dass diese beiden Zellen, noch bevor sie in die Tiefe rücken, sich in je zwei Zellen theilen, so dass also schon im Stadium der Blastula vier Mesodermzellen vorhanden sind. GROBBEN erörtert dann die Frage, ob nicht vielleicht allen vier Zellen der Name von »Urzellen des Mesoderms« beigelegt werden solle, und kommt durch die Beobachtung späterer Stadien, auf die hier nicht eingegangen werden kann, zum Schlusse, dass man mit diesem Namen nur die beiden medianen der vier Zellen bezeichnen dürfe. GROBBEN erwähnt ferner, dass er an dem Ei einer anderen, nicht näher bestimmten Copepodenart zwei große symmetrisch gelegene Zellen unter der Keimbaut gesehen habe, die man als Urzellen des Mesoderms aufzufassen habe. Hier hatten sich also diese Zellen, bevor sie in die Tiefe rückten, noch nicht getheilt.

GROBBEN hält es ferner nach seinen Beobachtungen an einem *Sacculina*- und einem *Balanus*-Nauplius für sehr wahrscheinlich, dass auch hier das Mesoderm aus zwei Zellen hervorgehe. In beiden Fällen findet sich nämlich rechts und links von der Medianebene ein kurzer Mesodermstreifen, der hinten mit einer großen Polzelle abschließt.

Eine dem Wesen nach geringfügige, für die Auffassung des ganzen Processes aber sehr wichtige Modifikation zeigt die Meso-

---

<sup>1</sup> C. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* Goodsir. Arbeiten des zoologischen Instituts zu Wien. Bd. III. 1881.

dermbildung bei *Moina rectirostris*<sup>1</sup>. Die Furchung ist superficial; in einem verhältnismäßig frühen Stadium macht sich an der vegetativen Keimseite eine große Zelle bemerkbar, die später durch wiederholt fortgesetzte Theilung das gesammte Entoderm liefert; unmittelbar hinter ihr liegt eine durch ihre grobkörnige Beschaffenheit auffallende Zelle, die später die Geschlechtsorgane liefert und daher von GROBBEN als Genitalzelle bezeichnet wird. Zu dieser Zeit ist das Mesoderm noch nicht zur Sonderung gekommen. Erst später, wenn die Genitalzelle durch zweimalige Theilung vier Zellen geliefert hat und die Zahl der Entodermzellen durch wiederholte Theilung der erwähnten primitiven Entodermzelle auf 32 gestiegen ist, sieht man im Bogen um die vier Genitalzellen zwölf Zellen, die sich durch ihre weitere Entwicklung als Mesodermzellen erweisen. Der Keim zeigt zu dieser Zeit längst eine bilaterale Symmetrie und es entfallen also auf jede Hälfte sechs Mesodermzellen. Der Keim befindet sich noch im Stadium der Blastula. Erst jetzt rücken die Mesodermzellen in die Tiefe und darauf folgt die Einstülpung des Entoderms.

Demnach finden sich also bei der von GROBBEN nicht näher bestimmten Copepodenart zwei Mesodermzellen in der Blastula, bei *Cetochilus* vier und bei *Moina* zwölf<sup>2</sup>. Wenn man nun die Abbildungen der einander korrespondirenden Stadien mit einander vergleicht, so überzeugt man sich, dass auch die Zahl der Zellen der anderen Keimblätter bei den drei Arten in demselben Verhältnisse zunimmt wie die Zahl der Mesodermzellen.

Von großem Interesse ist auch die Mesodermbildung der Dekapoden. Hier verdient vor Allem hervorgehoben zu werden, dass es nach einer Mittheilung W. K. BROOKS'<sup>3</sup> sehr wahrscheinlich ist, dass selbst bei einem langschwänzigen Dekapoden, bei *Leucifer*, das Mesoderm nur aus zwei Zellen den Ursprung nimmt. BROOKS sagt: »When the egg is divided into about seventy two spherules one side becomes flattened, and the two spherules, which occupy the centre

<sup>1</sup> C. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Phyllopoden. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. II. 1879.

<sup>2</sup> GROBBEN zählt die Genitalzellen zum Mesoderm; sie sind aber in der Zahl 12 nicht inbegriffen.

<sup>3</sup> W. K. BROOKS, The embryology and metamorphosis of the Sergestidae. Zoologischer Anzeiger. III. Jahrgang. 1880. Nr. 69.

of the flattened area are pushed into the segmentation cavity, where they probably give rise to the mesoderm«.

Bei der Mehrzahl der Dekapoden sind es aber nicht mehr zwei, sondern zahlreiche Zellen, welche dem Mesoderm den Ursprung geben. Ich stelle hier die neueste Publikation REICHENBACH's über die Entwicklung des Flusskrebses<sup>1</sup> allen anderen Arbeiten voran. In dem jüngsten, von REICHENBACH untersuchten Stadium war nebst anderen Eigenthümlichkeiten an der Oberfläche des Keimes eine besonders charakterisirte, einschichtige, rundliche Zellplatte bemerkbar, die REICHENBACH wegen ihres späteren Schicksales als »Entoderm-scheibe« bezeichnet. Vor derselben findet sich eine Zone von Zellen, die »nicht mehr ganz einschichtig« ist und die Ursprungsstelle des Mesoderms darstellt. REICHENBACH giebt an, dass im Bereiche dieser Zone Entoderm und Mesoderm nicht scharf von einander abgegrenzt werden können. »Urzellen des Mesoderms« kommen, so weit die Zweizahl in Betracht kommt, allem Anscheine nach beim Flusskrebs nicht vor. Indessen bemerkt REICHENBACH, dass er »mehrfach Mesodermelemente von großen Dimensionen und annähernd symmetrischer Lagerung am vorderen Urmundrande gefunden« habe. — Die erwähnte »Entoderm-scheibe« wird später in die Tiefe versenkt, ein Process, der als Gastrulation aufzufassen ist. Dabei macht die Bildung des Mesoderms weitere Fortschritte. Auch noch in späteren Stadien (B, C und D nach REICHENBACH) findet man am vorderen Urmundrande einzelne, durch besondere Größe ausgezeichnete Mesodermzellen, ja, einmal erwähnt REICHENBACH geradezu zwei solcher Zellen, von denen er aber wieder — und, wie ich glaube, mit vollem Rechte — dahingestellt sein lässt, ob sie den Urzellen zu vergleichen sind. Wenn man den großen Zellenreichthum des Keimes des Flusskrebses in sehr jungen Stadien in Betracht zieht, so kann es durchaus nicht auffallend erscheinen, dass das Mesoderm nicht mehr, wie bei zellenarmen Blastulae, in Form von zwei Zellen erscheint. Es ist eben nicht bloß die Zahl der Zellen des Ektoderms und Entoderms, sondern auch jene des Mesoderms eine erheblich größere geworden, als etwa bei den Anneliden- oder Gastropoden-keimen. Auffallend ist bei der Mesodermbildung des Flusskrebses nur

<sup>1</sup> HEINRICH REICHENBACH, Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebses. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXIX. Ferner: Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. Abhandl. der SENCKENBERG'schen naturf. Gesellschaft. Frankfurt a. M. 1886. Bd. XIV. I. Heft. Ich habe mich an diese zweite Arbeit gehalten.

ein einziger Umstand: die Entstehung vom vorderen Urmundrande. Ich werde darauf später nochmals zurückkommen.

In späteren Stadien (vom Stadium *D* REICHENBACH's an) lässt das Mesoderm zweierlei Elemente erkennen, die als primäre und sekundäre Mesodermzellen bezeichnet werden. Primäre nennt REICHENBACH diejenigen, welche in der geschilderten Weise vom vorderen Urmundrande entstehen. Von ihnen sind die sekundären sowohl mit Rücksicht auf ihre Genese, wie auf ihre histologischen Eigenthümlichkeiten wohl zu unterscheiden. Ihre histologischen Charaktere werden folgendermaßen geschildert: »Sie sind von geringeren Dimensionen (als die primären Mesodermzellen), kugelige Gestalt, von eigenthümlichem schaumigem Aussehen, welches durch Reichthum an Vacuolen verursacht erscheint. In ihnen befinden sich immer mehrere, stark tingirbare, rundliche Körperchen.« REICHENBACH deutet diese Elemente als mehrkernige Zellen. Sie mischen sich unter die übrigen Mesodermzellen, verbreiten sich in alle Regionen des Körpers und verlieren später die erwähnten histologischen Eigenthümlichkeiten, so dass sie sich von den übrigen Mesodermzellen nicht mehr unterscheiden lassen. Hinsichtlich der Genese der sekundären Mesodermzellen kommt REICHENBACH zu folgendem Ergebnisse: »Sie nehmen ihren Ursprung innerhalb derjenigen Entodermzellen, welche die ventrale Wand des Urdarmsäckchens zusammensetzen, durch eine näher zu erforschende Art endogener Zellbildung, bei welcher die in der Mehrzahl in den Elementen des Entoderms vorhandenen Kerne eine wichtige Rolle zu spielen scheinen.« REICHENBACH vermuthet, »dass die sekundären Mesodermzellen die Blutzellen liefern werden«.

Gegen diese Untersuchungen REICHENBACH's treten alle älteren in den Hintergrund. Ich erwähne nur, dass schon BOBRETZKY<sup>1</sup> von *Astacus*, HAECKEL<sup>2</sup> von *Peneus* und P. MAYER<sup>3</sup> von *Eupagurus* einen ähnlichen Bildungsmodus des Mesoderms beschrieben haben. Ferner soll bei *Palaemon* nach BOBRETZKY das Mesoderm vom Entoderm

<sup>1</sup> N. BOBRETZKY, Abhandlung über die Entwicklung von *Astacus* und *Palaemon*. Kiew 1873. (Russisch.) Referat von HOYER in HOFMANN-SCHWALBE's Jahresbericht. Bd. II. 1875 (Litteratur 1873).

<sup>2</sup> E. HAECKEL, Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. IX. 1875.

<sup>3</sup> PAUL MAYER, Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. XI. 1877.

abstammen und bei *Oniscus* soll es nach demselben Forscher<sup>1</sup> aus einer gemeinsamen Anlage mit dem Entoderm hervorgehen.

Hinsichtlich der Mesodermbildung der Insekten hebe ich die Arbeiten KOWALEVSKY's<sup>2</sup> und HEIDER's<sup>3</sup> hervor. Ich folge der Darstellung HEIDER's, die in allen wichtigen, hier in Betracht kommenden Punkten mit der KOWALEVSKY's übereinstimmt; sie bezieht sich auf die Entwicklung von *Hydrophilus piceus*. Ich werde auch hier etwas ausführlicher sein müssen.

Die Blastodermbildung beginnt am hinteren, stumpfen Eipol und schreitet nach vorn zu allmählich fort. Sodann werden die Zellen an der Ventralseite höher und es bildet sich eine Platte aus, die zu beiden Seiten durch eine seichte Furche und lateralwärts davon durch einen niedrigen Wall vom übrigen Blastoderm geschieden wird. Die verdickte Blastodermplatte stellt die erste Anlage des »unteren Blattes« KOWALEVSKY's (Entoderm + Mesoderm) dar; sie wird allmählich in die Tiefe versenkt, indem die beiden, dieselben nach den Seiten begrenzenden Wälle höher werden, einander medianwärts entgegenwachsen und schließlich mit einander verschmelzen. Die Platte wird dadurch in ein allseitig geschlossenes Rohr mit engem, rundlichem Lumen und dicker Wand übergeführt. Dieses Rohr verbreitert sich im weiteren Laufe der Entwicklung, indem es sich zugleich in dorso-ventraler Richtung abplattet; gleichzeitig wird das Lumen zu einem queren Spalt, und die dasselbe begrenzenden Zellen gehen allmählich aus hoch cylindrischen in mehr kubische und endlich unregelmäßig polygonale Formen über.

Durch die Abflachung des Rohres und das Verschwinden seines Lumens entsteht eine zweischichtige, dem Ektoderm anliegende Zellplatte, die im weiteren Verlaufe das Mesoderm und Entoderm hervorgehen lässt. Man findet also jetzt an der Bauchseite drei Schichten über einander. HEIDER glaubt, dass die Grenze zwischen innerer und mittlerer Schicht dem in querer Richtung verbreiterten Lumen des eingestülpten Rohres entspricht. Es ist dies, wie wir sehen werden, in theoretischer Beziehung von Wichtigkeit.

Die nun folgenden Vorgänge haben weniger mit Rücksicht auf

<sup>1</sup> N. BOBRETZKY, Zur Embryologie des *Oniscus murarius*. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXIV.

<sup>2</sup> A. KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Petersburg 1871.

<sup>3</sup> K. HEIDER, Über die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus piceus*. Abhandlungen der königl. preuß. Akademie der Wissensch. zu Berlin. 1886.

die Frage nach der Mesodermbildung als mit Rücksicht auf die Auffassung der Leibeshöhle der Insekten Interesse und sollen daher noch in Kürze geschildert werden.

Die innere Schicht des »unteren Blattes« trennt sich alsbald in der Medianlinie in zwei gleiche Hälften und diese ziehen sich nach den Seiten zurück. Zwischen äußerer und innerer Schicht des unteren Blattes treten nun segmentweise Höhlen auf, die lateralwärts gelegen sind und von einem kubischen Epithel begrenzt werden. An der inneren Schicht des unteren Blattes sind daher von nun an zwei, auch nach ihrer weiteren Entwicklung von einander verschiedene Regionen zu unterscheiden: a) eine laterale, aus kubischen Zellen bestehende, die zum Darmfaserblatt wird, und b) eine mediale, aus unregelmäßig polygonalen oder rundlichen Zellen zusammengesetzte, die das eigentliche Entoderm darstellt und zur Epithelschicht des Mitteldarmes wird. Die äußere Schicht des unteren Blattes stellt das Hautfaserblatt dar. Die Leibeshöhle soll nun nicht aus den Ursegmenthöhlen hervorgehen, sondern aus einem Hohlraum, der sich zwischen Dotter und somatischem Mesoderm bildet.

Vielleicht lassen sich mit diesen Angaben HEIDER's, die, wie gesagt, im Wesentlichen mit denen KOWALEVSKY's übereinstimmen, auch bis zu einem gewissen Grade die Angaben PATTEN's<sup>1</sup> über Phryganidenentwicklung in Einklang bringen. Auch PATTEN lässt das Mesoderm aus einer medianen Einstülpung der Bauchplatte hervorgehen; das Entoderm soll indessen der Hauptmasse nach durch Delamination aus der Serosa und Bauchplatte entstehen. Die so gebildeten Entodermzellen sollen sich im ganzen Dotter vertheilen und später zum Epithel des Mitteldarmes werden.

Ich lasse nun noch eine Darstellung der Mesodermbildung der Mollusken folgen. Was zunächst die Muscheln betrifft, so habe ich<sup>2</sup> gezeigt, dass bei *Unio* schon in der Blastula zwei, symmetrisch rechts und links neben der Medianebene gelegene Zellen vorhanden sind, die sich durch ihre Größe und sonstige Beschaffenheit scharf von den übrigen Zellen abheben. Diese zwei Zellen rücken später, wenn sich die Blastula abzufachen beginnt, in die Tiefe und liefern alsbald durch fortgesetzte, inäquale Theilung zwei Mesodermstreifen,

<sup>1</sup> WILLIAM PATTEN, The development of Phryganids, with a preliminary note on the development of *Blatta germanica*. Quart. Journ. of micr. science. 1884.

<sup>2</sup> C. RABL, Über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. X. 1876.

an deren einem Ende, das ich damals für das Vorderende hielt, sie noch lange kenntlich sind. Zugleich habe ich hier zuerst auf die Wichtigkeit dieser beiden Zellen hingewiesen. Einige Jahre später hat HATSCHKE<sup>1</sup> die Entwicklung von *Teredo* untersucht und auch hier die beiden Zellen wiedergefunden. Wie bei *Unio* und vielen anderen, von LOVÉN untersuchten Formen ist auch bei *Teredo* die bilaterale Symmetrie schon in den frühesten Stadien nachweisbar. Das Mesoderm entwickelt sich aus zwei symmetrischen Zellen, »deren Verwandtschaft mit den Zellen des inneren Blattes eine viel innigere als mit jenen des äußeren« ist. Sie behalten, wie bei den anderen Bilaterien, wo solche Zellen nachgewiesen worden sind, noch lange ihre ursprüngliche Form und Beschaffenheit bei. Endlich ist vor Kurzem eine Abhandlung ZIEGLER's<sup>2</sup> über die Entwicklung von *Cyclas* erschienen, in der er hinsichtlich der Bildung des Mesoderms — ZIEGLER spricht im Sinne HERTWIG's von einem »Mesenchym« — bemerkt, er sei »geneigt«, die Abstammung desselben von zwei Urzellen anzunehmen, jedoch sei es nicht unwahrscheinlich, dass an bestimmten Stellen des Ektoderms »Mesenchymzellen« auch vom Ektoderm aus entstehen. ZIEGLER beruft sich auf die ähnlich lautenden Angaben FOL's über die Mesodermbildung der Heteropoden und Pteropoden. Zu der Arbeit ZIEGLER's habe ich zu bemerken, erstens, dass man bei so günstigen Keimen, wie denen von *Cyclas*, die frühesten Entwicklungsstadien nicht aus Schnittserien konstruiert und zweitens, dass es besser ist, sich auf sich selbst als auf Andere zu verlassen. Von FOL soll später die Rede sein.

Was die Mesodermbildung der Schnecken betrifft, so habe ich, nachdem ich schon früher<sup>3</sup> auf die seitlich-symmetrische Anordnung des Mesoderms bei jungen Embryonen von *Limnaeus* aufmerksam gemacht hatte, die Bildung dieses Keimblattes bei *Planorbis* genau untersucht<sup>4</sup>. Es ist mir hier gelungen, die Furchung bis zur vollständigen Sonderung der Elemente der drei Keimblätter Schritt für

<sup>1</sup> B. HATSCHKE, Über Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. Arbeiten des zoologischen Instituts zu Wien. Bd. III. 1880.

<sup>2</sup> H. ERNST ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea*. Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XLI. 1885.

<sup>3</sup> C. RABL, Die Ontogenie der Süßwasser-Pulmonaten. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. Bd. IX. 1875.

<sup>4</sup> C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrbuch. Bd. V. 1879 und RABL, Über den »pedicle of invagination« und das Ende der Furchung von *Planorbis*. Morph. Jahrbuch. Bd. VI. 1880.



Schritt zu verfolgen, was bis dahin noch bei keiner Thierform geschehen war. Im Stadium von vierundzwanzig Zellen liegen am vegetativen Pol vier durch Größe, Farbe und Körnchenreichthum auffallende Zellen. Eine von diesen, und zwar, wie sich aus der weiteren Entwicklung ergibt, die hintere, theilt sich zunächst in zwei ungleich große Hälften, von denen die kleinere, eben so wie die drei noch nicht getheilten großen Zellen, Entodermzelle wird, während die größere, durch welche die Medianebene mitten hindurch schneidet, Mesodermzelle wird. Sodann zerfallen die drei großen Zellen in je zwei ungleich große Hälften, so dass nunmehr das Entodermzellenfeld aus vier kleinen und drei großen Zellen besteht. Darauf theilt sich die Mesodermzelle in zwei gleich große Stücke, welche symmetrisch rechts und links von der Medianebene gelegen sind und die Urzellen des Mesoderms vorstellen. Wenn sich nun auch die drei großen Zellen des Entodermzellenfeldes getheilt haben, rücken die beiden Mesodermzellen in die Tiefe. Darauf folgt die Einstülpung des Entodermzellenfeldes. Die beiden Mesodermzellen erzeugen durch Anfangs gleiche, später ungleiche Theilung die Mesodermstreifen, an deren Hinterende sie lange durch Größe, Form und Körnchenreichthum kenntlich bleiben.

Die große Übereinstimmung, die sich bei allen Gastropoden im Ablauf der Furchung kund giebt, lässt erwarten, dass auch die Mesodermbildung überall in wesentlich derselben Weise erfolgt. In der That hat auch unlängst PATTEN<sup>1</sup> wesentlich denselben Modus bei Patella gefunden. Er giebt an, dass der Embryo zuerst radiärsymmetrisch sei und fährt dann fort: »This condition does not last long for two large cells soon appear, one of each side of the four endoderm cells, destroying the previous symmetry and transforming our embryo into a bilateral organism.« PATTEN nennt diese beiden großen Zellen »Endo-mesoderm cells«, da aus ihnen durch Theilung je eine Entodermzelle, die an der Begrenzung der Wand des Mitteldarmes Theil nimmt, und je eine große Mesodermzelle hervorgehen. Die beiden Urzellen des Mesoderms, »primitive mesoderm cells«, liefern dann durch Theilung je einen Mesodermstreifen, »mesoblastic chord«. »The primitive mesoblast cells are situated at the very posterior extremity of the chords and are still easily recognized as such by their superiority in size.«

---

<sup>1</sup> WILLIAM PATTEN, The embryology of Patella. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. VI. 1885.

Ferner hat KOWALEVSKY<sup>1</sup> gezeigt, dass auch bei Chiton das Mesoderm aus zwei Entodermzellen des Gastrulamundrandes hervorgeht; nur treten hier diese Zellen auffallend spät in die Erscheinung und bleiben verhältnismäßig lange im Verband des Entoderms. Auch bei Dentalium findet KOWALEVSKY<sup>2</sup> das Mesoderm schon in sehr frühen Stadien in seitlich symmetrischer Anordnung.

Über die Mesodermbildung der Cephalopoden ist wenig zu berichten. Die Arbeiten RAY LANKESTER's, BOBRETZKY's<sup>3</sup>, USSOW's<sup>4</sup> u. A. geben darüber keinen genügenden Aufschluss. Aus den Arbeiten der beiden letztgenannten Autoren lässt sich nur schließen, dass das Mesoderm am Rande der Keimscheibe seinen Ursprung nimmt; es ist aber bei der großen Zellenzahl des Blastoderms nicht wohl zu erwarten, dass sich zwei Urzellen vorfinden werden. Ich selbst habe zu Ostern des vergangenen Jahres in Neapel begonnen, die Entwicklung von Loligo und Sepia zu untersuchen, bin indessen hinsichtlich der Mesodermbildung noch zu keinem Resultate gelangt.

Damit schließe ich die Litteraturübersicht, so weit dieselbe bei den späteren Schlussfolgerungen in Betracht kommen soll. Es war nicht meine Absicht, alle Arbeiten vorzuführen, in denen von der Entwicklung des mittleren Keimblattes die Rede ist. So habe ich z. B. die Arbeiten HALLEZ' und ISAO IJIMA's über Turbellarienentwicklung oder die zahlreichen, von großem Fleiß zeugenden Arbeiten BARROIS' über Bryozoenentwicklung nicht erwähnt, da sie, mögen sie auch sonst noch so schätzenswerthe Resultate zu Tage gefördert haben, auf unsere Kenntnisse der Mesodermbildung doch keinen nennenswerthen Einfluss genommen haben. Eine nicht unerhebliche Zahl von Schriften wurde auch desshalb nicht berücksichtigt, weil sie fast auf jeder Seite den Stempel der Ungenauigkeit und Kritiklosigkeit tragen. Hierher gehören vor Allem die vielen Publikationen FOL's über Molluskenentwicklung; während seine früheren Schriften über Pteropoden- und Heteropodenentwicklung noch hier und da eine

<sup>1</sup> A. KOWALEVSKY, Embryogénie du Chiton Polii (Philippi). Ann. du musée d'hist. natur. de Marseille. — Zoologie. Tome I. 1883.

<sup>2</sup> A. KOWALEVSKY, Étude sur l'embryogénie du Dentalium. Ann. du Musée d'hist. nat. de Marseille. 1883.

<sup>3</sup> N. BOBRETZKY, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Moskau 1877. (Aus den Nachrichten der kaiserl. Gesellschaft der Freunde der Naturerkenntnis, Anthropologie und Ethnographie in Moskau. Bd. XXIV. Russisch mit deutscher Tafelerklärung.)

<sup>4</sup> M. USSOW, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Arch. de Biologie. Bd. II. 1881.

brauchbare Beobachtung enthielten, charakterisirt sich seine letzte Schrift über Pulmonatenentwicklung als ein buntes Durcheinander der absonderlichsten Fehler und Irrthümer. Ungefähr auf gleicher Stufe steht P. B. SARASIN's<sup>1</sup> Schrift über die Entwicklungsgeschichte der *Bithynia tentaculata*. Es ist nur zu verwundern, dass diese »Arbeit« jemals hat ernst genommen werden können; ich will daraus nur eine Stelle citiren. Über das Mesoderm heißt es: »Von einem selbständigen, vom Ektoderm wohl geschiedenen Mesoderm ist bei *Bithynia* gar nicht die Rede. Alle Organe bilden sich entweder direkt oder indirekt aus vom Ektoderm zu diesem Behufe eingewanderten Material, mit Ausnahme eines einzigen Organs: der Leber; aber merkwürdigerweise entsteht auch der Darm aus dem Ektoderm. Von einer Entstehung des Mesoderms aus einer Zelle am Gastrulamundrand, wie z. B. RABL es beschreibt, fand ich gar nichts. Wohl vermehren sich die Ektodermzellen an dieser Stelle, aber das ist Alles. Die Mesodermelemente entstehen überall.«

Daran reiht sich, was Kritik und Genauigkeit betrifft, eine Abhandlung KOROTNEFF's<sup>2</sup> über die Entwicklung von *Gryllotalpa*. Ein paar Worte werden genügen, um sie zu kennzeichnen. Die »Zellen«, sagt KOROTNEFF, welche den Blastodermzellen den Ursprung geben, sind »absolut kernlos«: »die Kerne der Blastodermzellen sind karyokinetisch und lassen an jedem ein stark lichtbrechendes Kügelchen, von dem ein perlschnurartiger Faden ausgeht, unterscheiden«. Die Gastrula ist »diffus«.

Reich an interessanten Mittheilungen sind auch die Publikationen BERGH's über Hirudineenentwicklung. Bei *Nephelis*<sup>3</sup> sollen die Embryonen einer so gründlichen Häutung unterzogen werden, dass es nur merkwürdig ist, dass dabei überhaupt noch etwas übrig bleibt. Die beiden Streifen an der Bauchseite der *Nephelis*embryonen, die ich nach eigener Untersuchung für die Mesodermstreifen halte, bezeichnet BERGH als »Rumpfkeime« und aus ihnen und den sogenannten »Kopfkeimen«, die mit der Scheitelplatte identisch sein dürften, sollen die Anlagen sämtlicher ektodermaler und mesodermaler Theile des Kopfes resp. des Rumpfes hervorgehen. Die pri-

<sup>1</sup> P. B. SARASIN, Entwicklungsgeschichte der *Bithynia tentaculata*. Inaug.-Diss. Würzburg 1882.

<sup>2</sup> A. KOROTNEFF, Die Embryologie der *Gryllotalpa*. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLI. 1885.

<sup>3</sup> R. S. BERGH, Über die Metamorphose von *Nephelis*. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XLI. 1885.

mitive Epidermis, sowie die provisorische Muskulatur sollen dagegen abgeworfen werden.

Auf die Angaben STROSSER's über die Entwicklung der Chaetopoden brauche ich wohl nicht einzugehen, da sie bereits von HATSCHKE zurückgewiesen worden sind.

Was die Untersuchungen WHITMAN's über Clepsine, ferner CALDWELL's und FOETTINGER's über Phoronis betrifft, so scheinen sie mir noch einer kritischen Revision bedürftig.

Eine gewisse Sonderstellung in der Frage nach der Mesodermbildung nehmen die zahlreichen entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten SALENSKY's ein. Wäre es meine Absicht gewesen, möglichst viele Fälle vorzuführen, in denen die zwei Urzellen beschrieben wurden, so hätte ich auch auf diese Publikationen SALENSKY's Rücksicht nehmen müssen; denn SALENSKY giebt an, dass bei *Pygmobranchus* und *Nereis* diese beiden Zellen vorhanden sind<sup>1</sup>. Eine ähnliche Angabe findet sich in BEARD's Abhandlung über die Entwicklung von *Myzostoma*<sup>2</sup>. Ich verzichte indessen darauf, auf diese Angaben Schlüsse zu bauen.

SALENSKY setzt im zweiten Theil seiner Studien über Annelidenentwicklung seine Ansichten über den Ursprung und die Bedeutung des Mesoderms aus einander. Er unterscheidet am Mesoderm der Anneliden ein Rumpfmesoderm (*mésoderme somatique*) und ein Kopfmesoderm (*mésoderme cephalique*); beide können, wie bei *Terebella* und *Arctia*, unabhängig von einander entstehen. Das Rumpfmesoderm, welches aus den beiden Mesodermstreifen (*bandelettes mésodermiques*) besteht, zeigt am Hinterende zuweilen die großen »Urmeseblasten« GÖTTE's oder »Polzellen« HATSCHKE's. Diesen wird indessen keine tiefergehende Bedeutung zugeschrieben. »Partout où j'ai réussi à observer les jeunes stades de l'évolution du mésoderme somatique, ce feuillet, à son début, consistait en un épaissement ectodermique, qui, sous forme de deux bandelettes, règne suivant l'axe longitudinal du corps; ce n'est que dans le cours du développement qu'il se sépare de l'ectoderme.«

Einen weiteren Exkurs über Mesodermentwicklung findet man in SALENSKY's neuester Arbeit über die Entwicklung von *Vermetas*<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> W. SALENSKY, *Études sur le développement des Annélides*. Arch. de Biol. Bd. III. 1882 und Biolog. Centralblatt. Bd. II. Nr. 2.

<sup>2</sup> JOHN BEARD, On the life-history and development of the genus *Myzostoma*. Inaug.-Diss. Leipzig 1884.

<sup>3</sup> SALENSKY, *Études sur le développement du Vermet und Études sur le développement des Annélides*. II. Partie. Arch. de Biol. Bd. VI. 1885.

Er kommt hier zunächst zu folgenden Schlüssen: »1) Le mésoderme se forme aux dépens de l'ectoderme; 2) les cellules ectodermiques qui donnent naissance au mésoderme se multiplient par voie directe ou amitotique; 3) l'ébauche du mésoderme a une répartition bilatérale.« Ich brauche wohl kaum zu erwähnen, dass der zweite Satz hinreicht, um den ersten zu widerlegen. Wer heute noch ohne die gewichtigsten Gründe und abgesehen etwa von den Leukocyten und gewissen pathologischen Processen von »amitotischer Theilung« spricht, beweist, dass die histologischen Errungenschaften des letzten Decenniums spurlos an ihm vorübergegangen sind.

Die Angaben KLEINENBERG's schließen sich in vieler Hinsicht denen SALENSKY's an.

In seiner neuesten Arbeit über *Lopadorhynchus*<sup>1</sup> geht KLEINENBERG sehr radikal vor. Ein mittleres Keimblatt existirt nach ihm überhaupt nicht; die Ableitung des Mesoderms von zwei Zellen hält er für ganz verfehlt und sucht die Beobachtungen GÖTTE's an *Nereis* dadurch abzuthun, dass er sie »nicht einmal des Aufschreibens, geschweige denn des Druckens werth« erklärt. Diese Liebenswürdigkeit muss mit der Bemerkung GÖTTE's zusammengehalten werden, dass die Beobachtung KLEINENBERG's hinsichtlich des ektodermalen Ursprunges des Mesoderms bei *Lumbricus* »durchaus nicht von überzeugender Bestimmtheit« sei und daher »zunächst nicht als eine Thatsache aufgeführt werden könne«. KLEINENBERG sucht die Organisation junger Annelidenlarven auf die Organisation der Medusen zurückzuführen und unterscheidet demgemäß an einer *Trochosphaera* oder *Trochophora* eine *Umbrella* und *Subumbrella*, ein Ringnervensystem, eine Neuromuskelanlage etc.; selbstverständlich kann dann von einem Mesoderm im gewöhnlichen Sinne nicht die Rede sein.

KLEINENBERG glaubt auch bei den Mollusken ein Neuromuskelsystem finden zu können und beruft sich in dieser Hinsicht auf die oben citirte Abhandlung SARASIN's. Ich muss aber eine solche Möglichkeit auf Grund meiner Erfahrungen von der Hand weisen und glaube aus den Bildern, die ich an HATSCHKE's Präparaten gesehen habe, schließen zu dürfen, dass sich KLEINENBERG auch hinsichtlich der Anneliden in einem Irrthume befindet.

Fragen wir uns nun zunächst, bei welchen Bilaterien die Leibeshöhle als ein Derivat der Urdarmhöhle entsteht.

<sup>1</sup> N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLIV. 1886.

Aus der obigen Litteraturübersicht geht hervor, dass dies außer bei den Wirbelthieren nur bei Sagitta, einem Theil der Brachiopoden und, falls die Beobachtungen BALFOUR's sich bestätigen sollten, bei den Onychophoren (Peripatus) der Fall ist. Nur diese Formen dürfen wir, wenn wir der Entwicklungsgeschichte überhaupt eine systematische Bedeutung zuschreiben, als Enterocoelien bezeichnen. Dadurch kommen wir aber in eine neue Verlegenheit; denn einerseits werden diese Formen durch keinerlei nähere verwandtschaftliche Bande zusammengehalten, andererseits nehmen die Onychophoren eine so merkwürdige Zwitterstellung zwischen den Anneliden und Tracheaten ein, dass es nicht wohl angeht, sie von denselben zu trennen.

Nun rechnen aber die Gebrüder HERTWIG auch noch (ganz abgesehen von den Echinodermen und Enteropneusten) die Nematoden, Anneliden und Arthropoden zu den Enterocoeliern. Wir müssen uns daher die Frage vorlegen, ob nicht vielleicht die Art der Entstehung ihrer Leibeshöhle auf die Bildung eines Enterocoels zurückzuführen sei und nur durch cenogenetische Vorgänge verändert wurde.

Über die Bildung der Leibeshöhle der Nematoden liegt nichts vor, was für die Existenz eines Enterocoels sprechen würde; im Gegentheil lassen die Mittheilungen GÖTTE's keinen Zweifel zu, dass das Mesoderm in genau derselben Weise aus zwei Urzellen entsteht, wie etwa bei den Gastropoden. Zur Zeit der Publikation der Gebrüder HERTWIG lagen über die Entwicklung der Nematoden nur die dürftigen Untersuchungen BÜTSCHLI's über die Entwicklung von Cucullanus vor; nun benutzen die Gebrüder HERTWIG eine Bemerkung BÜTSCHLI's, die offenbar nur den Zweck hatte, recht nachdrücklich zu betonen, dass das Mesoderm nicht durch einen Faltungsprocess entsteht, um ihre Annahme zu stützen, dass die Nematoden doch Enterocoelien seien. Ich will die beiderlei Bemerkungen neben einander setzen. BÜTSCHLI<sup>1</sup> sagt: „Von principieller Bedeutung ist nun wieder die Entstehung des mittleren Blattes. Ich hatte längere Zeit geglaubt, dass dasselbe durch einen im vorderen Abschnitt des inneren Blattes statthabenden Faltungsprocess sich anlege, musste diese Ansicht jedoch bei näherer Einsicht fallen lassen. Das mittlere Blatt nimmt jedenfalls seinen Ursprung von einigen ganz dicht an der Mundöffnung gelegenen Zellen des inneren Blattes.“

<sup>1</sup> O. BÜTSCHLI, Zur Entw. des Cucullanus elegans. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXVI.

Dazu meinen die Gebrüder HERTWIG: »Wir möchten jetzt auf dieselbe (die ursprüngliche Vermuthung) doch wieder zurückkommen: Wer die Embryonen der Nematoden aus eigener Anschauung kennt, weiß, wie klein dieselben und ihre Elementartheile sind und wie schwierig es sein kann, auf dem optischen Durchschnitt zu bestimmen, ob eine Zellenlage einfach oder doppelt ist.« Wie unbegründet diese Vermuthung war, hat bald darauf GÖTTE gezeigt.

Eben so wenig wie den Nematoden kommt den Anneliden ein Enterocoel zu. Wir müssen hier von den Verhältnissen bei Peripatus absehen: einerseits sind die über seine Entwicklung vorliegenden Beobachtungen noch so lückenhaft, dass es gerathen erscheint, sie noch nicht zum Ausgang für weitgehende Schlussfolgerungen zu nehmen; andererseits bietet Peripatus, selbst wenn man ihn zu den Anneliden stellen wollte, nichts weniger als ursprüngliche Verhältnisse. Wir würden, wenn BALFOUR's Angaben sich bestätigen sollten, die Mesodermbildung des Peripatus von derjenigen der anderen Anneliden und nicht umgekehrt ableiten müssen. Endlich ist BALFOUR's Abhandlung erst nach der Publikation der Cölomtheorie erschienen und konnte daher für diese nicht maßgebend sein. Aber weder die früheren noch die späteren Arbeiten über Annelidenentwicklung sind der Auffassung der Gebrüder HERTWIG günstig. Wenn diese zur Bekräftigung ihrer Theorie eine von HATSCHKE gegebene Abbildung eines Echiurasembryo reproduciren, so ist dazu nur zu bemerken, dass die Kopie gerade in dem wichtigsten Punkte vom Original abweicht. Mag man sich auf Seite KLEINENBERG's und SALENSKY's oder auf Seite KOWALEVSKY's, HATSCHKE's und GÖTTE's stellen, man wird in keinem Falle auch nur den Schatten eines Beweises für die Cölomtheorie finden können. Nirgends bildet sich die Leibeshöhle in der von der Theorie geforderten Art; überall entsteht zunächst ein paariger Mesodermstreifen, und überall bildet sich die sekundäre Leibeshöhle durch Auseinanderweichen der diesen Streifen zusammensetzenden Elemente. In allen diesen Punkten stimmen die Anneliden mit den echten »Schizocoeliern«, vor Allem den Molusken, überein. Dieselbe Übereinstimmung zeigt sich auch in der allerersten Entstehung des Mesoderms. Wie bei Unio, Teredo, Planorbis, Chiton, Patella u. A. treten auch bei Lumbricus, Nereis, Criodrilus, Serpula u. A. zunächst zwei Mesodermzellen in die Erscheinung, deren Beziehungen zum Entoderm des Gastrulamundes hier wie dort die gleichen sind. So stimmen also die typischen »Schizocoelier« mit den typischen »Enterocoeliern« in allen wesent-

lichen Punkten überein. Es scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen, dass sich die Gebrüder HERTWIG nur durch die Ähnlichkeit der allgemeinsten Formverhältnisse der Anneliden und Vertebraten, die in erster Linie in der Metamerie ihres Körpers zum Ausdrucke kommt, verleiten ließen, die Anneliden zu den Enterocoelern zu stellen.

Wenn wir aber die Anneliden nicht als Enterocoelien im HERTWIG'schen Sinne gelten lassen können, so muss natürlich das Gleiche von den Arthropoden gelten. Hinsichtlich der Mesoderm- und Leibeshöhlenbildung der Crustaceen sind mir keine Beobachtungen bekannt, die sich im Sinne der Cölomtheorie verwerthen ließen. Was die Tracheaten betrifft, so sind unsere Kenntnisse in Betreff der Leibeshöhlenbildung noch zu lückenhaft, um einen sicheren Schluss zu gestatten. Da die Tracheaten wohl von Onychophoren-artigen Formen abzuleiten sein dürften, so wäre es ganz gut möglich, dass ihre Leibeshöhle als eine Art Enterocoel zu deuten wäre; dabei bleibt aber zu bedenken, dass unter allen Umständen die Mesodermbildung von Peripatus von der Mesodermbildung der Anneliden abgeleitet werden muss und dass daher auch die Leibeshöhlenbildung von Peripatus und den Tracheaten nicht mehr die ursprünglichen Verhältnisse darbieten kann.

Eben so wenig wie die Entwicklungsgeschichte spricht auch die vergleichende Anatomie zu Gunsten einer Scheidung der Bilaterien in Pseudocoelien und Enterocoelien. Wie gesagt, sollen nach den Gebrüdern HERTWIG die Mollusken typische Pseudocoelien sein; sie werden stets vorangestellt, um die Charaktere dieser großen Bilateriengruppe zu erläutern. Hören wir nun, wie einer der besten Kenner der Molluskenanatomie, GROBBEN, darüber urtheilt. In seinen Studien über die Leibeshöhle der Cephalopoden<sup>1</sup>, in denen auch die Leibeshöhlenverhältnisse der übrigen Mollusken volle Berücksichtigung finden, sagt dieser Forscher: »Wenn O. und RICH. HERTWIG schreiben: Dem Schizocoel der Mollusken fehlt ein flimmerndes Epithel, es fehlen ihrem Darmkanal die Mesenterien und die Dissemente, ihre Geschlechtsprodukte entwickeln sich nicht aus dem Epithel der Leibeshöhle und werden nicht in dieselbe entleert, sondern stellen follikuläre Drüsen dar, welche direkt in eigene, oft

<sup>1</sup> C. GROBBEN, Morph. Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. V. 1884.



kompliziert gebaute Ausführwege übergehen. Die in den Perikardialraum einmündenden Nieren dienen ausschließlich der Exkretion und werden nicht zur Ausfuhr der Geschlechtsstoffe benutzt, höchstens dass sich die Ovidukte oder Vasa deferentia hier und da mit ihnen nahe an der äußeren Mündung vereinigen<sup>1</sup>, so lassen sich gerade die entgegengesetzten Thatsachen nachweisen.« Nach Aufzählung dieser Thatsachen sagt GROBBEN: »Die Mollusken besitzen daher alle für die Enterocoelien charakteristischen Merkmale und wären daher auch nach der Definition der Gebrüder HERTWIG Enterocoelien.« Einen schlagenderen Beweis für die Unhaltbarkeit der Cölomtheorie, als ihn GROBBEN mit dem Nachweise erbracht hat, dass die typischen Schizocoelien alle charakteristischen Merkmale der typischen Enterocoelien besitzen, kann man sich in der That nicht denken. Ich kann daher auch verzichten, die zahlreichen, von anderen Forschern erhobenen Einwände zu citiren.

So werden wir also wieder zu der Frage zurückgeführt, ob nicht vielleicht doch die Mesodermbildung aller Bilaterien auf einen gemeinsamen Grundtypus zurückgeführt werden könne.

Wir müssen dabei zwei Fragen streng aus einander halten: die Frage nach der Bildung des Mesoderms und jene nach der Entstehung der Leibeshöhle. Beide Fragen können indessen unter Umständen zusammenfallen; dann haben wir die Ursachen davon zu ermitteln.

Die Beobachtungen über die Bildung des Mesoderms der Bilaterien gestatten uns, zunächst folgende Sätze aufzustellen:

A. Das Mesoderm der Bilaterien entsteht entweder 1) aus zwei Zellen oder 2) aus einer größeren Zahl von Zellen. Entsteht es aus einer größeren Zahl von Zellen, so tritt es entweder in Form einer soliden Wucherung oder in Form einer Divertikelbildung in die Erscheinung. B. Überall zeigt es, sobald es einmal eine selbständige Schicht bildet, eine bilaterale Symmetrie.

Die beiden Urzellen des Mesoderms sind bisher in folgenden Fällen mit Sicherheit nachgewiesen: bei Rhabditis, Pedicellina, Lumbricus, Criodrilus, Nereis, Sipunculus, Serpula, Cetocheilus, einer nicht näher bestimmten Copepodenspecies, Unio, Teredo, Planorbis, Patella und Chiton. Sie werden ferner vermuthet bei Philodina, Cyclos und Leucifer. »Polzellen« am Hinterende der Mesodermstreifen sind beobachtet bei Euaxes, Polygordius, Echiurus, Pomatoceros, Sacculina und Balanus. Angesichts so zahlreicher Beobachtungen wird Niemand an der Bedeutung der Urzellen zweifeln können. In

den meisten Fällen, in denen es gelungen ist, die Furchung und Keimblätterbildung Schritt für Schritt zu verfolgen, konnten die Urzellen schon im Stadium der Blastula, längstens aber im Stadium der Gastrula aufgefunden werden. Überall nehmen sie aus dem Entoderm den Ursprung und fast stets wurden sie, wenn eine Orientirung des Keimes in so frühen Stadien möglich war, am Hinterende des Entodermzellenfeldes, beziehungsweise am Hinterende des Blastoporus gefunden. Nirgends gehen sie aus der Mitte des Entodermzellenfeldes und nirgends aus dem Ektoderm hervor. In allen Fällen, in welchen das Mesoderm aus zwei Zellen entsteht, ist die Zahl der Zellen der beiden primären Keimblätter zur Zeit der Sonderung der Mesodermzellen eine geringe; sie dürfte nur selten mehr als sechzig oder siebzig betragen.

Wenn die Zahl der Zellen der beiden primären Keimblätter wächst oder wenn schon die Zellenzahl der Blastula eine sehr große ist, so steigt auch die Zahl der Mesodermzellen. Am lehrreichsten ist in dieser Beziehung die Mesodermbildung der Crustaceen. Wir haben gesehen, dass nach GROBBEN bei einer nicht näher bestimmten Copepodenart zwei Mesodermzellen in der Blastula vorhanden sind, dass sich ferner auch bei *Cetochilus* Anfangs zwei Mesodermzellen finden, die sich aber schon in der Blastula in vier Zellen theilen, und dass ferner bei *Moina* die Zahl der Mesodermzellen schon im Blastulastadium zwölf beträgt. Es wurde darauf hingewiesen, dass mit dieser Vermehrung der Mesodermzellen auch eine entsprechende Vermehrung der übrigen Zellen des Keimes einhergeht.

Wir können uns nun ganz wohl Fälle denken, in denen die Zahl der Zellen des Mesoderms schon in der Blastula auf zwanzig oder vierzig oder selbst noch höher steigt. Je größer die Zahl ist, desto schwieriger wird es sein, sie genau festzustellen. Die Mesodermzellen werden dann zunächst eine sichel- oder halbmondförmige Zone am Rande des Entodermzellenfeldes bilden. Dies finden wir in der That bei *Moina*, *Astacus* und wohl noch vielen anderen Crustaceen.

Bei *Astacus* stoßen wir aber noch auf ein anderes, auf den ersten Blick sehr räthselhaftes Verhalten, auf das schon von vielen Seiten aufmerksam gemacht wurde. Das Mesoderm liegt nämlich hier nicht am hinteren, sondern am vorderen Rande des Entodermzellenfeldes. Um dies zu verstehen, müssen wir wieder die eigen-

thümlichen Beziehungen der Keimzellen zum Nahrungsdotter in Betracht ziehen. Die Crustaceen scheinen in Beziehung auf Furchung und Keimblätterbildung ähnliche Komplikationen darzubieten wie die Wirbelthiere. Wir finden bei ihnen die inäquale (*Cetochilus*), discoidale (*Oniscus*) und superficiale (*Astacus*) Furchung vertreten. Wir haben gesehen, wie sehr bei den Wirbelthieren in Folge des wiederholten Auftretens und Verlustes des Nahrungsdotters die Gastrulation beeinflusst wird und wie manche Verhältnisse eine völlige Umkehr erfahren. So wurde gezeigt, dass der hintere Urmundrand eines Selachiers oder Teleostiers dem vorderen Urmundrande eines Amnioten entspricht, dass also *Discogastrula* und *Epigastrula* sich in Beziehung auf ihren Blastoporus scheinbar genau entgegengesetzt verhalten. Es lässt sich nun ganz wohl denken, dass auch bei manchen Crustaceen eine solche Umkehrung der primitiven Verhältnisse eingetreten ist. Ja, vielleicht ist es, wie für die *Epigastrula*, auch für die *Perigastrula* charakteristisch, dass ihr vorderer Blastoporusrand dem dorsalen, ihr hinterer dem ventralen Urmundrande einer *Amphi-* oder *Archigastrula* eines dotterarmen Keimes entspricht. Dann haben wir aber keinen Grund, in dem Umstande, dass bei der *Perigastrula* von *Astacus* das Mesoderm am Vorderrande des Blastoporus entsteht, eine principielle Verschiedenheit gegenüber den gewöhnlichen Verhältnissen zu erblicken. Die Furchung und Keimblätterbildung der Crustaceen ist noch in viel zu wenig Fällen genau genug verfolgt, um uns in ähnlicher Weise wie bei den Wirbelthieren eine Ableitung der einzelnen Furchungsarten und Gastrulaformen zu gestatten. Gewiss werden weitere Untersuchungen hier zu sehr wichtigen und interessanten Resultaten führen. Wie bei den Wirbelthieren wird man auch bei den Crustaceen und allen anderen Formen im Auge zu behalten haben, dass der Nahrungsdotter im Laufe der Phylogenese wiederholt erworben und rückgebildet worden sein kann. Dass dies in der That auch bei den Wirbellosen der Fall war, scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen. In meinen Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier habe ich schon darauf hingewiesen, dass die Eier von *Paludina vivipara* auffallend arm an Dotterkörnchen sind, während doch die Eier aller anderen Prosobranchier eine nicht unbeträchtliche Menge von Nahrungsdotter besitzen. Ich habe zugleich betont, dass, während bei den anderen Prosobranchiern und speciell bei der nahe verwandten *Paludina impura* (*Bithynia tentaculata*) die Menge des jedes Ei umgebenden Eiweißes eine relativ geringe ist, sie bei *Paludina vivi-*

para sehr bedeutend anwächst, so dass also eine Art Wechselverhältnis zwischen Nahrungsdotter und Eiweiß besteht.

Die Faktoren, welche die Menge des Nahrungsdotters beeinflussen, sind so mannigfaltiger Art und greifen so innig in einander, dass wir noch gar nicht im Stande sind, sie nur einigermaßen zu überblicken. Gewiss spielen hier Brutpflege, Ernährungsbedingungen in und außerhalb des mütterlichen Körpers, Zahl der gleichzeitig producirtten Keime und dergleichen eine wichtige Rolle. Gewiss aber übt auch der Kampf ums Dasein, den die ausschlüpfenden Larven zu führen haben, eine rückwirkende Kraft. Denn je größer die Zahl derer ist, die zu Grunde gehen, noch bevor sie die Geschlechtsreife erlangt haben, um so größer wird auch die Zahl und um so geringer die Größe der Eier der betreffenden Species sein müssen. Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die Erörterungen R. LIEBKART'S im Artikel »Zeugung«.

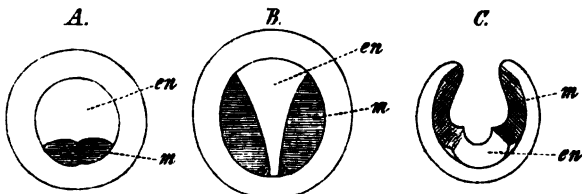
Doch kehren wir wieder zu unserem Gegenstande zurück.

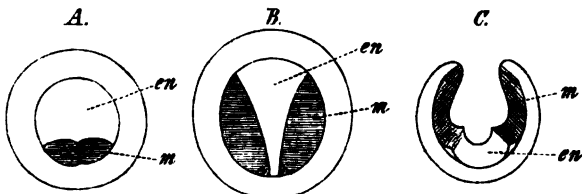
Wenn mit der Vermehrung der Zahl der Zellen der beiden primären Keimblätter auch die Zellenzahl des Mesoderms zunimmt, so kann bei der weiteren Entwicklung Zweierlei geschehen. Entweder es verlassen die Mesodermzellen schon frühzeitig den epithelialen Verband, sie rücken in die Tiefe und bilden nun, nach der Einstülpung des Entodermzellenfeldes, eine mittlere, zwischen den primären Blättern liegende Schicht. Oder aber sie bleiben noch längere Zeit im Verbande des Entoderms, ihres Mutterbodens, behalten also ihren epithelialen Charakter bei und werden bei der Gastrulation mitsamt dem Entoderm eingestülpt. In einem solchen Falle wird das Mesoderm noch durch einige Zeit Antheil an der Begrenzung des Darmes nehmen, indem es einen Theil seiner Wand bildet. Seine Zellen können dabei dieselbe Form wie die Entodermzellen besitzen und auch in ihren sonstigen Charakteren, wie in ihrer Größe und in ihrem Körnchenreichtum den Entodermzellen gleichen. Die seitliche Symmetrie, welche die Mesodermanlage aller Bilaterien zeigt, wird auch in einem solchen Falle gewahrt bleiben.

Die Wand des Urdarmes wird daher an der rechten und linken Seite aus Zellen bestehen, welche ihrer späteren Entwicklung nach als Mesodermzellen bezeichnet werden müssen, an der dorsalen und ventralen Seite dagegen aus Zellen, welche auch nach ihren späteren Schicksalen als echte Entodermzellen erscheinen. Das Mesoderm wird also, so lange es noch nicht zur Abtrennung vom Entoderm gekommen ist, zwei symmetrische Platten bilden, welche sich vom

Rande des Blastoporus mehr oder weniger weit bis zum Grunde des Entodermsackes erstrecken. Die Sonderung der beiden Mesodermplatten vom Entoderm wird in einem solchen Falle am einfachsten dadurch bewerkstelligt werden können, dass sich rechts und links eine Falte der Darmwand bildet, deren Rand der Grenze zwischen Entoderm und Mesoderm entspricht und die allmählich gegen den Blastoporus vorwächst. Es ist dies genau der Process, welchen wir bei *Sagitta* und *Argiope* ablaufen sehen.

Vielleicht wird das Gesagte durch ein Schema an Verständlichkeit gewinnen. Ich will des Vergleiches halber ein Bild einer Blastula in der Ansicht von der vegetativen Seite voranstellen, bei welcher die Elemente der drei Keimblätter bereits zur Sonderung gekommen sind und bei der zugleich das Mesoderm nur aus zwei, am hinteren Rande des Entodermzellenfeldes gelegenen Zellen besteht (vgl. Fig. 7 *A*). Solche Verhältnisse finden sich nach dem früher Gesagten bei vielen Anneliden und Mollusken. Wenn bald darauf die beiden großen Mesodermzellen in die Tiefe rücken, so sieht man, wie ich dies von *Planorbis* beschrieben habe, an der betreffenden Stelle eine kleine Grube. Mit anderen Worten, es bildet sich am Hinterrande des Entodermzellenfeldes jederseits ein Divertikel, dessen Boden von der Mesodermzelle der betreffenden Seite gebildet wird. Nun denken wir uns eine eben solche Blastula, deren Zellen nur kleiner und zahlreicher sind. Statt der zwei Mesodermzellen sollen also deren in größerer Menge vorhanden sein. Das Mesoderm wird daher jetzt aus zwei Zellplatten bestehen, die eine mediane Entodermplatte zwischen sich fassen (Fig. 7 *B*). Sobald sich die vegetative Hälfte einer solchen Blastula in die animale hineinstülpt, werden die beiden Mesodermplatten die Seitenwände des Urdarmes bilden müssen. Die Trennung des Mesoderms vom Entoderm wird sich unter dem Bilde einer Faltung vollziehen, ein Process, den uns in seinen ersten Anfängen die Fig. 7 *C* veranschaulicht.

Fig. 7. 



Trotz der Verschiedenheiten, unter denen sich hier die Trennung des Mesoderms vom Entoderm vollzieht, ist doch die Mesodermbil-

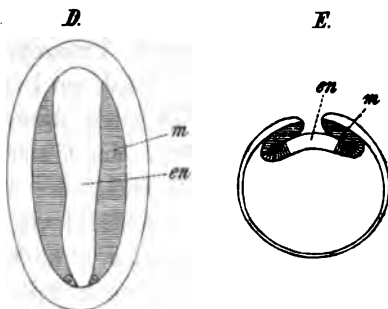
dung im Wesen auf denselben Process zurückzuführen wie bei den Anneliden und Mollusken. Während bei diesen die Mesodermdivertikel entsprechend der geringen Zahl der Mesodermzellen sehr klein und unansehnlich sind, werden sie in dem eben besprochenen Falle in Folge der großen Zellenzahl zu geräumigen Aussackungen des Urdarmes. Aber auch hier entsteht das Mesoderm aus zwei symmetrisch am Urmundrande gelegenen Anlagen, welche dem primären Entoderm den Ursprung verdanken.

Dieser Bildungsmodus des Mesoderms setzt voraus, dass die Zahl der Zellen des Keimes und damit zugleich die Zahl der Mesodermzellen eine erheblich größere ist als bei den Anneliden und Mollusken. Diese Voraussetzung trifft auch in der That vollkommen zu. An der Fig. 4 von KOWALEVSKY (l. c.), wo an einem Keim von *Sagitta* der Beginn der Faltung zu sehen ist, zähle ich auf dem optischen Schnitte 117 Zellen, und an der Fig. 6 von HERTWIG (l. c.), die ungefähr dasselbe Stadium illustriert, zähle ich 109 Zellen. Ich glaube kaum fehlzugehen, wenn ich die Gesamtzahl der Zellen von *Sagitta* in diesem Stadium auf etwa 1000 veranschlage. Der Keim von *Planorbis* besteht aber in dem entsprechenden Stadium aus höchstens 70, der Keim von *Nereis* oder *Serpula* aus noch viel weniger Zellen.

Von demselben Gesichtspunkte muss auch die Mesodermbildung der Insekten aufgefasst werden. Auch hier besteht der Keim schon im Blastulastadium aus einer sehr großen Zahl von Zellen und es bildet sich zunächst eine »Bauchplatte« aus, die der Hauptmasse nach aus dem primären Entoderm (Entoderm + Mesoderm) besteht. Das Mesoderm besteht wieder aus zwei symmetrischen Platten, die einerseits bis an den späteren Urmundrand reichen, andererseits den schmalen, medianen Entodermstreifen zwischen sich fassen (Fig. 8 D). Nach vollzogener Einstülpung werden sich die Verhältnisse so gestalten, wie dies die Fig. 8 E zeigt; es entspricht dieses Bild genau dem, was KOWALEVSKY und HEIDER in Betreff der Keimblätterbildung von *Hydrophilus* ermittelt haben.

Die Mesodermbildung von *Peripatus* würde sich, falls sich die

Fig. 8.



Angaben BALFOUR's bestätigen sollten, leicht von dem gleichen Gesichtspunkte auffassen lassen.

So sehen wir, dass bei allen wirbellosen Bilaterien das Mesoderm aus zwei in der Medianlinie von einander getrennten, aus dem Entoderm des Urmundrandes hervorgehenden Anlagen seinen Ursprung nimmt. Diese Übereinstimmung ist so fundamental, dass alles Andere dagegen zurücktritt.

Auffallend bleibt immerhin die bei den Chaetognathen nachgewiesene Beziehung der Leibeshöhle zum Urdarm. Aber diese Beziehung scheint mir lediglich die Folge der eigenthümlichen Art der Mesodermbildung zu sein.

Nun erst können wir an die Beantwortung der Frage nach der Homologie des Mesoderms der Wirbelthiere und der wirbellosen Bilaterien schreiten. Es wird dabei genügen, die Mesodermbildung des Amphioxus zum Vergleiche heranzuziehen. Wir sehen hier das Mesoderm aus zwei, symmetrisch neben der Medianlinie gelegenen Theilen hervorgehen, die dem primären Entoderm entstammen und auch Beziehungen zum Entoderm des Urmundrandes besitzen. Nichtsdestoweniger ist die Frage nicht so einfach, als es auf den ersten Blick zu sein scheint. Am Mesoderm des Amphioxus haben wir, wie am Mesoderm der cranioten Wirbelthiere, zwei Abschnitte unterschieden: ein gastrales und ein peristomales Mesoderm; beide gehen kontinuierlich in einander über und das peristomale schließt am ventralen Urmundrand jederseits mit einer großen Polzelle ab. Nun entspricht der ventrale Urmundrand des Amphioxus nicht dem hinteren, sondern dem vorderen Urmundrande der Anneliden, Mollusken, Nematoden etc. In allen diesen Gruppen finden wir aber die Urzellen des Mesoderms am hinteren Urmundrande.

Bei der Beurtheilung der Mesodermbildung des Amphioxus und eben so auch aller Wirbelthiere müssen wir vor Allem im Auge behalten, dass die Keime ähnlich wie bei Sagitta und den Insekten schon frühzeitig ungemein zellenreich sind, so dass wir eine Entstehung des Mesoderms aus zwei Zellen schon von vorn herein nicht erwarten können.

Fassen wir zunächst das gastrale Mesoderm ins Auge und gehen wir dabei wieder von einer zellenreichen Blastula aus, in der es zu

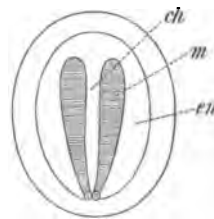
einer Vermehrung der ursprünglichen zwei, am Hinterrande des Entodermzellenfeldes gelegenen Mesodermzellen gekommen ist. Diese Vermehrung der Mesodermzellen braucht aber nicht nothwendig wie bei *Sagitta* und den Insekten längs des Randes des Entodermzellenfeldes fortzuschreiten, sondern sie kann sich direkt nach vorn erstrecken und also zur Bildung zweier Platten führen, die, durch einen schmalen Entodermstreifen in der Mitte von einander getrennt, nur mit ihrem Hinterende den Rand des Entodermzellenfeldes berühren. Wir werden also Verhältnisse bekommen, wie sie in nebenstehender Fig. 9 *F* veranschaulicht sind.

Später, wenn die Einstülpung vollzogen ist, werden sich die beiden Mesodermplatten (*m*) als »Mesodermfalten« erheben, der schmale Entodermstreifen zwischen ihnen (*ch*) wird zur Chorda und die beiden Seitentheile des Entodermzellenfeldes (*en*) werden zum Darmentoderm.

Anders gestaltet sich die Ableitung des peristomalen Mesoderms. Es ist gewiss von hohem allgemeinen Interesse, dass beim *Amphioxus*, obwohl das Mesoderm nicht mehr aus zwei Zellen den Ursprung nimmt, doch noch zwei, durch ihre Größe und Form ausgezeichnete Zellen am Urmundrande vorhanden sind. Diese zwei Zellen sind von HATSCHKE als »Polzellen« bezeichnet und mit den aus den Urzellen des Mesoderms hervorgehenden Polzellen der wirbellosen Bilaterien verglichen worden.

Wir können uns nun ganz wohl denken, dass diese Polzellen, die bei den Vorfahren des *Amphioxus* gerade so wie bei den Anneliden, Mollusken oder Nematoden am hinteren Urmundrande gelegen sein mussten, indem sie sich fortgesetzt theilten und nach vorn zu neue kleine Tochterzellen lieferten, allmählich vom Hinterrande, der hier nach vollzogener Einstülpung als dorsaler Rand erscheint, abrückten, an die Seite des Urmundrandes gelangten und schließlich bei weiter fortgesetzter Proliferation an den ventralen Urmundrand zu liegen kamen. Wir können uns also vorstellen, dass nach Ablauf dieses Processes jederseits innerhalb des Entoderms der Gastrula ein Mesodermstreifen gelegen war, der am ventralen Blastoporusrande mit einer Polzelle begann, dann — vielleicht als einfache Zellreihe — an der Seite des Blastoporus bis zum dorsalen Rande verlief und sich hier in die Mesodermplatte der dorsalen Darmwand fortsetzte.

Fig. 9.

*F*



In dieser Weise lässt sich, wie ich glaube, die Mesodermbildung des Amphioxus und damit zugleich die Mesodermbildung der Wirbelthiere überhaupt auf die Mesodermbildung der wirbellosen Bilaterien zurückführen. Ich bin daher der Überzeugung, dass trotz der mannigfachen und gewiss nicht unbeträchtlichen Verschiedenheiten eine vollständige Homologie zwischen dem Mesoderm der wirbellosen Bilaterien und dem der Wirbelthiere existirt. Damit ist zugleich auch die Überzeugung ausgesprochen, dass alle Bilaterien gemeinsamen Stammes sind; wann sich dieser Stamm in seine Äste theilte, erscheint als eine der schwierigsten Fragen der Phylogenie. Doch glaube ich aus dem ungemein frühzeitigen Auftreten der Chorda den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Wirbelthiere oder, richtiger, die Chordonier sich schon sehr bald vom gemeinsamen Stamme der Bilaterien getrennt haben.

Eine andere Frage, die übrigens ein geringeres aktuelles Interesse bietet, geht dahin, welcher von den Processen, die wir kennen gelernt haben, als der ursprünglichste im phylogenetischen Sinne des Wortes zu bezeichnen sei. In ontogenetischer Beziehung ist jedenfalls die Entstehung des Mesoderms aus zwei Zellen der einfachste Bildungsmodus, der sich für die Bilaterien denken lässt; es fragt sich indessen, ob diese Einfachheit nicht vielleicht ihren Grund in einer Vereinfachung eines ursprünglich complicirteren Bildungsmodus habe. Es kann darüber natürlich Jeder denken wie es ihm beliebt. Was mich betrifft, so möchte ich glauben, dass wir uns die ersten Bilaterien als ungemein einfach gebaute und daher wohl auch sehr zellenarme Geschöpfe zu denken haben und dass daher auch die größere Wahrscheinlichkeit zu Gunsten der Annahme spricht, dass das Mesoderm auch phylogenetisch aus zwei, symmetrisch am Urmundrande gelegenen Entodermzellen seinen Ursprung genommen habe.

Eben so bleibt es jedem Einzelnen überlassen, darüber Spekulationen anzustellen, was für eine funktionelle Bedeutung die Urzellen des Mesoderms bei den ersten Bilaterien wohl gehabt haben mögen. HATSCHK und ich haben die Vermuthung ausgesprochen, dass sie, wenn sie vielleicht auch nicht geradezu Geschlechtszellen waren, so doch die Geschlechtsprodukte geliefert haben dürften. Diese Vermuthung scheint mir auch heute noch trotz der von einigen Seiten dagegen erhobenen Bedenken eine große Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. Eine Vermuthung über etwas, was sich nur erschließen, aber nicht beobachten lässt, hat der Wissenschaft noch

nie geschadet; es ist daher auch nicht zu begreifen, warum sich einzelne Forscher, wie METSCHNIKOFF und KLEINENBERG, mit so viel Eifer und Beredsamkeit gegen solche Spekulationen gewendet haben.

## II.

### Über die Differenzirung des Mesoderms.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf die Selachier (*Pristiurus* und *Torpedo*), Amphibien (*Triton*, *Salamander*, *Axolotl* und *Frosch*), Reptilien (*Eidechse* und *Ringelnatter*), Vögel (*Ente*, *Huhn* und *Taube*) und Säugethiere (*Kaninchen* und *Katze*).

a) *Selachier*. Der jüngste Embryo, von dem ich bei der Beschreibung ausgehen will, hatte vierzehn Urwirbel. Die primäre Augenblase war noch klein, das Ektoderm an der Stelle, wo später das Gehörgrübchen entsteht, nicht viel dicker als am Vorderkopf; das Medullarrohr in der größten Ausdehnung des Kopfes und Rumpfes geschlossen, nur an der Stelle, wo später die Epiphysis entsteht<sup>1</sup>, sowie in der Gegend des zweiten bis fünften Urwirbels noch offen, indessen auch hier schon dem vollen Verschlusse sehr nahe (Taf. X Fig. 1). Innere Kiemenfurchen waren noch nicht vorhanden; eben so fehlte noch jede Spur des Herzens; auch Gefäße waren innerhalb der Embryonalanlage noch nicht zur Ausbildung gelangt. Der Hinterdarm war im Bereiche der Schwanzknospen ventralwärts noch offen und setzte sich dorsalwärts durch einen weiten *Canalis neurentericus* mit dem Medullarrohr in Verbindung.

Der abgebildete Schnitt (Fig. 1 Taf. X) geht durch die Mitte des vierten Urwirbels. Diese Gegend wird später noch in den Kopf einbezogen; ich habe aber trotzdem diesen Schnitt gewählt, weil einerseits die Schnitte durch die folgenden Urwirbel, etwa bis zum achten oder neunten, vom Mesoderm wesentlich dasselbe Bild geben, andererseits am abgebildeten Schnitte das oben erwähnte Verhalten des Medullarrohres sehr gut zu sehen ist. Der Vorderdarm ist hier

<sup>1</sup> Vgl. VAN WIJHE, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882. Die Öffnung am Vorderende ist bei *Pristiurus* nicht so deutlich, wie (nach VAN WIJHE) bei *Torpedo*. Wenn VAN WIJHE die zweite Öffnung ans Hinterende des Körpers verlegt, so ist dies wohl nur eine Ungehaugigkeit in der Ausdrucksweise; das Medullarrohr ist in der ganzen hinteren Rumpfhälfte geschlossen.

ventralwärts gegen den Dotter schon durch eine Lage von Entodermzellen abgeschlossen; die Eröffnung erfolgt erst in der Höhe des nächstfolgenden Urwirbels. Unter dem Darm sieht man im Dotter, wie früher, die großen Dotterkerne (Merocytenkerne).

Das Mesoderm zeigt folgendes Verhalten. Es besteht jederseits aus zwei, dorsalwärts in einander umbiegende Lamellen, einer lateralen und medialen; der dorsale Theil des Mesoderms ist in der bekannten Weise segmentirt und bildet die Urwirbel, der ventrale ist unsegmentirt und bildet die Seitenplatten. An Schnitten, welche, wie der abgebildete, durch die Mitte eines Urwirbels gelegt sind, ist von dieser Scheidung nichts zu sehen, da die beiden Wände des Urwirbels sich kontinuierlich in die beiden Seitenplatten fortsetzen. Verfolgt man aber die Serie genau, so überzeugt man sich, dass die Urwirbel bis zu der mit *ug* bezeichneten Stelle nach abwärts reichen. Die Bestimmung dieser ventralen Urwirbelgrenze ist, wie wir sehen werden, für das Verständnis einiger späterer Vorgänge von Wichtigkeit. Die Urwirbel reichen also sehr weit unter die ventrale Chordafläche nach abwärts. Die dorsale Urwirbelgrenze oder Urwirbelkante (*uk*), an welcher die beiden Lamellen des Urwirbels in einander umbiegen, liegt ungefähr an der Grenze zwischen mittlerem und unterem Drittel der Höhe des Medullarrohres. Die Urwirbel schließen eine spaltförmige Höhle, die Urwirbelhöhle (*uh*), ein, deren größte Weite beiläufig der Höhe eines Zellkernes entspricht und die sich ventralwärts rasch verschmälert, um bald ganz zu verschwinden. Die Seitenplatten fassen, obwohl ihre Scheidung in zwei Lamellen sehr deutlich hervortritt (*sp*), doch keinen Hohlraum zwischen sich. Es besteht also zu dieser Zeit bloß eine dorsale Leibeshöhle, die in derselben Weise wie der dorsale Theil des Mesoderms eine scharf ausgeprägte Metamerie zur Schau trägt. Diese Thatsache ist in Anbetracht der Verhältnisse, welche Amphioxus darbietet, von großer Bedeutung.

Die beiden Lamellen des Mesoderms, und zwar sowohl der Urwirbel als der Seitenplatten, bestehen aus einem einschichtigen Epithel, das dort, wo die Lamellen eine größere Dicke erreichen, wie in den Urwirbeln, aus hohen Cylinderzellen, wo sie dünn sind, wie in den Seitenplatten, aus mehr flachen Elementen zusammengesetzt ist. Es erscheint mir namentlich neueren Angaben gegenüber von Wichtigkeit, mit Nachdruck zu betonen, dass die beiden Lamellen des Mesoderms nirgends — auch dort nicht, wo das Epithel die größte Höhe erreicht — mehrschichtig sind. An Schnitten, welche

nicht genau durch die Mitte eines Urwirbels gelegt sind, welche also auch nicht mehr ganz senkrecht auf der medialen und lateralen Wand derselben stehen, gewinnt es allerdings oft den Anschein, als ob die Wand mehrschichtig wäre; doch ist dies, wie gesagt, sicher nicht der Fall. Die mediale Wand des Urwirbels, die sich dem Medullarrohr, der Chorda und einem Theil des Darmes anlegt, ist erheblich dicker als die laterale (Fig. 1). Rechts und links neben der Chorda finden sich zwei kleine, dreieckige, zellenfreie Räume.

In den Wänden der Urwirbel und in den Seitenplatten sieht man sehr zahlreiche Theilungsfiguren, deren Achsen durchwegs parallel oder nur wenig geneigt zur Oberfläche der Lamellen stehen. Die Zellen vermehren sich also im Sinne des Flächenwachstums der Lamellen und diese bewahren dadurch ihre Einschichtigkeit. Die meisten Kerne liegen ungefähr in halber Höhe der Zellen.

Die Urwirbel nehmen von vorn nach hinten an Länge und Höhe ab; die Urwirbelhöhle wird dabei kleiner und sinkt schließlich auf einen schmalen, oft nur an einem einzigen Schnitte sichtbaren Spalt-raum herab. Unmittelbar hinter der Urwirbelregion bleibt zunächst noch eine Strecke weit die Zusammensetzung des Mesoderms aus zwei Lamellen erhalten, gegen die Schwanzknospen ist aber davon nichts mehr wahrzunehmen und es nimmt zugleich der ventrale Abschnitt des Mesoderms, der sich als von den Seitenplatten fortgesetzt darstellt, an Dicke zu.

Wie sich das Mesoderm im Vorderkopfe verhält, soll hier nicht erörtert werden; eine genaue Beschreibung wäre auch ohne erläuternde Abbildungen nicht durchführbar. Ich werde nur im Anschlusse an die Beschreibung einiger älterer Stadien ein paar Worte über die VAN WIJHE'schen Kopfsomite sagen.

Ich habe nur noch einige Bemerkungen über das Verhalten des Entoderms im Bereiche des Rumpfes und über die Chorda beizufügen. Das Entoderm ist in der Gegend, der der abgebildete Schnitt entnommen ist, und auch noch etwas weiter hinten eine einschichtige, mäßig dicke Platte kubischer oder kurz prismatischer Zellen. Nach vorn und hinten nimmt diese Platte an Dicke zu, indem die Zellen zu hohen Cylinderzellen auswachsen; am dicksten ist sie im Bereiche der Schwanzknospen. Die Chorda stellt einen drehrunden Strang dar, der sich in nahezu gleicher Dicke durch die ganze Länge des Körpers erstreckt; nur im Vorderkopf ist sie erheblich dünner. Die Kerne der Chordazellen sind groß, kugelig oder oval, enthalten meist ein scharf kontourirtes Kernkörperchen und liegen der Achse

der Chorda benachbart. Das Protoplasma enthält im äußeren Theile zahlreiche kleine Dotterkörnchen und überdies Vacuolen mit hellem, homogenem Inhalt (s. die Figur). Nur an den beiden Enden der Chorda fehlen die Vacuolen und die Kerne sind mehr gleichmäßig vertheilt. An Längsschnitten überzeugt man sich leicht, dass die Chordazellen eigentlich dünne, quergestellte Platten vorstellen und dass im Rumpf, in der Richtung von hinten nach vorn, die Dotterkörnchen in den Dotterzellen ab- und die Vacuolen zunehmen. Die Querstellung der Chordazellen ist eine Eigenthümlichkeit, die, mit nur geringen Modifikationen, allen Wirbelthieren gemeinsam ist; nur bei den Säugethieren ist sie, wohl in Zusammenhang mit der geringen Entwicklung der Chorda überhaupt, mehr verwischt, aber auch hier in bestimmten Stadien ganz deutlich erkennbar.

BALFOUR giebt vom Mesoderm seiner Stadien *F* und *G* eine kurze, im Allgemeinen ziemlich zutreffende Beschreibung. Das Bild, welches er von einem Schnitt durch das Caudalende eines Embryo aus dem Stadium *H* giebt (Fig. 1 Taf. X), ist in vielfacher Hinsicht meiner Fig. 1 Taf. X ähnlich. Die Bemerkungen jedoch, die er daran in Beziehung auf die Leibeshöhle knüpft, sind nicht richtig. Er sagt: »From the very first this cavity is more or less clearly divided into two distinct parts; one of them in the vertebral portion of the plates of mesoblast, the other in the parietal« (pag. 105). Dagegen ist zu bemerken, dass die Leibeshöhle Anfangs, und zwar durch eine ganz geraume Zeit, ausschließlich auf die Urwirbel beschränkt ist und daher Anfangs ähnlich wie beim *Amphioxus* eine Segmentirung zur Schau trägt. Der Irrthum BALFOUR's erklärt sich vielleicht einerseits daraus, dass er die Grenze zwischen Urwirbel und Seitenplatten nicht an der richtigen Stelle gezogen hat, andererseits daraus, dass er von einem zu späten Stadium ausgegangen ist.

Ganz richtig hat unlängst ZIEGLER die Leibeshöhlenverhältnisse jüngerer Embryonen beschrieben. Er giebt an, dass das Mesoderm »aus zwei einfachen Epithellamellen besteht, die im Bereiche des Ursegmentes (soll richtiger heißen: Urwirbels) einen schmalen Hohlraum umschließen; im Bereiche der Seitenplatten sind dieselben noch nicht durch eine Leibeshöhle getrennt«.

Der nächste Embryo hatte siebzehn Urwirbel. Der allgemeine Entwicklungszustand war dem entsprechend von dem des vorigen nicht wesentlich verschieden. Die primären Augenblasen waren etwas größer, das Medullarrohr in der ganzen Länge geschlossen, die Schwanzknospen hatten begonnen, mit ihren Rändern zu ver-

wachsen und dadurch den Enddarm ventralwärts zum Abschlusse zu bringen. Da jede Schwanzknospe ein kleines Divertikel enthält, muss nach der Verwachsung ihrer Ränder der Enddarm ein zweilappiges Lumen zeigen (vgl. BALFOUR, Taf. X Fig. 2). Mit diesem Theile des Enddarmes tritt der *Canalis neurentericus* in Verbindung. Kiemenfurchen waren auch bei diesem Embryo noch nicht zur Ausbildung gelangt; jedoch zeigte der Vorderdarm an der Stelle, wo sehr bald darauf die erste innere Kiemenfurche erscheint, eine Erweiterung, die aber noch nicht so beträchtlich war, dass das Entoderm mit dem Ektoderm in Berührung kam. Von Herz- und Gefäßanlagen war eben so wenig etwas zu sehen wie früher.

Der abgebildete Schnitt (Fig. 2 Taf. X) geht durch den dritten Urwirbel. Ganz ähnliche Bilder erhält man auch von den Schnitten durch die zwei oder drei nächstfolgenden Urwirbel. Zwei Eigenthümlichkeiten sind es, die uns hier am Mesoderm entgegen treten: erstens sehen wir, dass diejenigen Zellen der medialen Lamelle des Urwirbels, welche der Chorda benachbart liegen, durch Schwund der Dotterkörnchen eine hellere Beschaffenheit annehmen und ihre, sich in der Regel etwas schwächer tingirenden, auf dem Querschnitte rundlichen Kerne ein schärfer kontourirtes Chromatinkorn enthalten; zweitens machen sich etwas geänderte Verhältnisse der Leibeshöhle bemerkbar. Während sich nämlich früher die Leibeshöhle bis in die dorsalen Theile der Urwirbel nach aufwärts erstreckte, finden wir, dass sich jetzt die beiden Lamellen des Mesoderms in der dorsalen Hälfte oder dem dorsalen Drittel der Urwirbel so innig an einander gelegt haben, dass dadurch die Leibeshöhle hier zum Schwunde gebracht worden ist. Dafür erstreckt sie sich aber weiter nach abwärts. An mehreren Schnitten bemerkt man auch einzelne unregelmäßige Spalträume zwischen den beiden Lamellen der Seitenplatten. Verfolgt man die Serie weiter nach hinten, so begegnet man vom sechsten bis siebenten Urwirbel an wesentlich denselben Verhältnissen wie früher. Hier zeigt also auch die Leibeshöhle dieselben Beziehungen, welche wir an der Fig. 1 kennen gelernt haben.

Auch am Entoderm macht sich in diesem Stadium eine Eigenthümlichkeit bemerkbar. Wir sehen hier unmittelbar unter der Chorda eine Leiste (*hy*), die eine solide Wucherung des Entoderms darstellt und die erste Anlage der Hypochorda (Subchorda, subchordaler Strang, subnotochordal rod) bildet. Diese Leiste beginnt im vorliegenden Stadium am Vorderende des dritten Urwirbels und erstreckt sich, allmählich niedriger werdend, bis zum sechsten oder

siebenten Urwirbel nach hinten. Zwischen je zwei Urwirbeln ist die Leiste unterbrochen und das Entoderm zeigt hier dasselbe Verhalten wie in Fig. 1. Es spricht dies für eine metamerische Anlage der Hypochorda. Ich muss übrigens bemerken, dass dies die einzige Serie ist, an welcher diese Metamerie der ersten Anlage zu sehen ist; bei einem nur um ein Geringes älteren Embryo, einem Embryo mit achtzehn Urwirbeln, ist die Hypochorda nur noch an ihrem Hinterende segmentiert, während sie vorn kontinuierlich ist; indessen ist ein Rest der anfänglichen Metamerie auch vorn noch in so fern zu erkennen, als die Leiste in den vertebralen Abschnitten merklich höher ist als in den intervertebralen. Die Leiste wächst übrigens sehr rasch in die Länge, so dass sie sich an dem erwähnten Embryo mit achtzehn Urwirbeln schon über sieben Segmente erstreckt.

Im Stadium mit achtzehn Urwirbeln macht sich die erste innere Kiemenfurche bemerkbar. Vorbereitet war ihre Bildung schon im vorhergehenden Stadium durch die erwähnte Erweiterung des Vorderdarmes. Während sich aber früher noch eine, wenngleich sehr dünne Mesodermsschicht zwischen Haut und Darm einschob, ist dieselbe bei Embryonen mit achtzehn Urwirbeln geschwunden und das Entoderm legt sich nun dicht an das Ektoderm an. Die Kiemenfurche zeigt aber zu dieser Zeit noch keine sehr scharfe Begrenzung.

Es ist hier wohl der Ort, einige Worte über das Auftreten der Kiemenfurchen zu sagen. Ich habe notiert:

a) Bei Embryonen mit 18 Urwirbeln erscheint die erste innere Kiemenfurche.

b) Bei Embryonen mit 23—24 Urwirbeln ist die erste innere Kiemenfurche scharf begrenzt und die zweite in Bildung begriffen.

c) Bei Embryonen mit 26—27 Urwirbeln ist die zweite innere Kiemenfurche gut ausgebildet und scharf begrenzt.

d) Bei Embryonen mit 31—32 Urwirbeln ist die dritte Kiemenfurche angedeutet, erreicht aber das Ektoderm noch nicht.

e) Bei Embryonen mit 34—36 Urwirbeln ist die dritte Kiemenfurche gut entwickelt.

f) Bei Embryonen mit 38—40 Urwirbeln sind drei scharf begrenzte innere Kiemenfurchen vorhanden und die vierte in Bildung.

g) Bei Embryonen mit 45—46 Urwirbeln ist die vierte innere Kiemenfurche scharf begrenzt; die zweite im Durchbruch begriffen.

h) Bei Embryonen mit 54—56 Urwirbeln ist die fünfte Kiemenfurche angedeutet; die zweite durchgebrochen, die erste und dritte im Durchbruch begriffen.

i) Bei Embryonen mit 66—68 Urwirbeln sind fünf scharf begrenzte Kiemenfurchen vorhanden, die sechste in Bildung; die erste, zweite und dritte durchgebrochen, also Spalten; die vierte im Durchbruch begriffen.

k) Bei Embryonen mit 74 Urwirbeln ist die sechste Kiemenfurche scharf begrenzt; am zweiten, dritten und vierten Kiemenbogen beginnt die Bildung der Kiemenfäden; die ersten vier Kiemenfurchen sind durchgebrochen; die fünfte im Durchbruch begriffen.

Über die Bildung der Kiemenfäden bemerke ich, dass dieselbe am zweiten Kiemenbogen (Hyoidbogen) beginnt und allmählich nach hinten weiter schreitet; erst nachdem am sechsten Bogen die Kiemenfäden aufgetreten sind, erscheint am ersten die Spritzlochkieme, die — wenigstens an den ältesten von mir bisher untersuchten *Pristiurus*-Embryonen — nur aus vier Fäden besteht. An jedem Kiemenbogen erscheinen die mittleren Fäden zuerst; daran reihen sich dorsal- und ventralwärts die nächstfolgenden. Daher kommt es, dass stets die mittleren Fäden eines Bogens die längsten sind. Jeder Kiemenfaden stellt im Beginn seiner Bildung ein kleines rundliches Knötchen dar. Von den Kiemenfurchen bricht zuerst die zweite durch, dann die dritte, dann die erste<sup>1</sup>, dann die vierte, und schließlich der Reihe nach die letzten.

Meine Angaben weichen sehr erheblich von denen BALFOUR's ab; so sollen nach BALFOUR bei Embryonen mit 38 Urwirbeln (Stadium *H*) nur zwei, bei Embryonen mit 46 Urwirbeln (Stadium *I*) nur drei Kiemenfurchen vorhanden sein. Übrigens ist BALFOUR's Charakteristik der einzelnen Stadien noch in vielen anderen Beziehungen unverlässlich. So verlegt er z. B. die Bildung der Linsengrube in sein Stadium *H*, ja er zeichnet sogar an dem betreffenden Embryo die Öffnung dieser Grube. Nun ist aber, abgesehen davon, dass Embryonen mit 38 Urwirbeln nicht zwei, sondern drei scharf begrenzte Kiemenfurchen und die vierte in Bildung zeigen, auch bei Embryonen mit drei, geschweige denn mit zwei Kiemenfurchen noch nicht die geringste Spur einer Linsenanlage vorhanden. Eine solche erscheint erst nach dem Auftreten der vierten Kiemenfurchen und stellt bei Embryonen mit 48—50 Urwirbeln nur eine Verdickung des Ektoderms über den primären Augenblasen vor; erst bei Embryonen mit etwa 52—54 Urwirbeln entsteht eine Einstülpung dieses verdickten Epithels und erst bei Embryonen mit 66 Urwirbeln ist die Abschnürung vollendet. — In dasselbe Stadium *H* verlegt BALFOUR die Bildung des Gehör-

<sup>1</sup> Vielleicht auch dritte und erste gleichzeitig.



bläschens; er sagt, es stelle zu dieser Zeit »a shallow pit in the external skin on each side of the hind-brain« dar. Nun entsteht die erste Einsenkung des schon früher verdickten Epithels allerdings erst bei Embryonen mit zwei inneren Kiemenfurchen, aber nicht erst im Stadium mit 38, sondern schon im Stadium mit 26 Urwirbeln. Dass BALFOUR die Urwirbel nicht etwa nach beiläufiger Schätzung eingezeichnet hat, geht daraus hervor, dass er im Text ausdrücklich auf die Zahl derselben verweist. — Auch die Hypochorda soll in diesem Stadium entstehen (vgl. Monographie, pag. 228), während wir gesehen haben, dass sie schon im Stadium mit 17 Urwirbeln in die Erscheinung tritt, also entsprechend dem Stadium *G* BALFOUR's. — In das Stadium *H* verlegt BALFOUR ferner auch die Bildung des Herzens; er sagt: »the first rudiment of the heart becomes visible during this stage as a cavity between the mesoblast of the splanchnopleure and the hypoblast« (pag. 76). Nun entsteht aber das Herz bald nach der Ausbildung der ersten Kiemenfurche und ist bei Embryonen mit 38 Urwirbeln schon weit entwickelt, die beiden Anfangs getrennten Perikardialhöhlen sind längst vereinigt und das Herz hängt an einem ansehnlichen dorsalen Mesocardium.

Nicht genauer sind BALFOUR's Angaben über die folgenden Stadien. So zeigt uns das Stadium *I* einen Embryo mit drei Kiemenfurchen und 46 Urwirbeln. Embryonen mit 46 Urwirbeln haben aber stets vier scharf begrenzte innere Kiemenfurchen. In der Charakteristik dieses Stadiums heißt es: »the involution of the lens has made considerable progress«. Bei Embryonen mit 46 Urwirbeln ist aber, wie oben erwähnt wurde, noch keine Spur einer Linseneinstülpung vorhanden. In diesem Stadium soll auch die Leber entstehen (pag. 226), eine Angabe, die ebenfalls unrichtig ist.

Das nächste Stadium *K* ist im Vergleich mit dem vorhergehenden so weit entwickelt, dass sich schon VAN WIJHE veranlasst gesehen hat, hier ein Stadium *J* einzuschalten. Aus verschiedenen Angaben schließe ich, dass der als Repräsentant dieses Stadiums abgebildete Embryo zum mindesten 70, wahrscheinlich aber 74—76 Urwirbel besessen hat. Andere Angaben (z. B. über die hinteren Cardinalvenen [pag. 234], den »interrenal body« [pag. 246] u. a.) lassen eine noch größere Zahl vermuthen. Nichtsdestoweniger soll dieser Embryo erst vier Kiemenfurchen besessen haben; aber schon die Angabe, dass alle diese Kiemenfurchen durchgebrochen waren, also Spalten darstellten, beweist, dass die erstere Angabe unrichtig ist. Denn bei Embryonen mit vier Kiemenfurchen ist höchstens

die zweite durchgebrochen. BALFOUR ist später selbst zur Erkenntnis gekommen, dass seine Beschreibung der Stadien *K* und *L* »a little inaccurate with reference to the number of the visceral clefts« sei, wie er in einer Anmerkung gegen Schluss seiner Monographie hervorhebt (pag. 211).

Ich könnte diese Kritik noch weiter fortsetzen, doch scheint mir, dass das Gesagte genügen dürfte, um zu zeigen, dass es nicht ganz unbedenklich ist, den Angaben BALFOUR's so blind zu folgen, wie dies bisher geschehen ist. Da man sich mehr und mehr daran gewöhnt hat, den Werth einer Arbeit über Selachientwicklung nach der Stellung zu bemessen, die sie zur Monographie BALFOUR's einnimmt, so muss ich fürchten, dass man meinen Angaben mit großem Misstrauen begegnen werde. Es scheint mir, dass sich die Angaben BALFOUR's zum Theil aus seinen Methoden erklären lassen. Die Charakteristik der Stadien *G*, *H* und *I* scheint er ausschließlich nach der Beobachtung am lebenden Objekt gegeben zu haben; dabei kann aber, wie ich mich selbst überzeugt habe, Vieles der Aufmerksamkeit entgehen. Die Charakteristik der folgenden Stadien hat BALFOUR hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, nach Embryonen gegeben, die in Chromsäure gehärtet waren; aber auch eine solche Methode ist durchaus unverlässlich. Ferner scheint BALFOUR nur eine sehr geringe Zahl der zu den Schnittserien verwendeten Embryonen zuvor in toto untersucht zu haben; bei der damaligen Technik werden wohl auch seine Serien zum großen Theil unvollständig gewesen sein; da nun z. B. die hinteren Kiemenfurchen während und kurze Zeit nach ihrer Bildung oft nur an einem oder ein paar Schnitten zu sehen sind, konnte es leicht geschehen, dass sie von BALFOUR übersehen und nun die Embryonen für jünger gehalten wurden, als sie thatsächlich waren.

Was meine eigenen Angaben betrifft, so habe ich sie folgendermaßen gewonnen. Nachdem die Embryonen in der später zu erwähnenden Art gehärtet und gefärbt waren, wurden sie in Nelkenöl aufgehellte und in toto untersucht; dann wurden sie aus dem Nelkenöl in eine Mischung von Nelkenöl und Alkohol und allmählich in reinen Alkohol gebracht, darauf in der bekannten Weise langsam mit Chloroform durchtränkt, in Paraffin eingebettet und geschnitten. Die Notizen, die ich mir bei der Beobachtung der in Nelkenöl aufgehellten Embryonen gemacht hatte, wurden nun an den Schnittserien, die natürlich lückenlos sein mussten, genau kontrollirt. Man erlangt bald eine solche Übung, dass ein Fehler so gut wie ausgeschlossen erscheint.

Außerdem habe ich mir, wenigstens in den ersten zwei Jahren der Untersuchung, von fast jedem Embryo vor dem Schneiden eine Skizze angefertigt und endlich habe ich eine Anzahl von Embryonen bei auffallendem Lichte genau gezeichnet und mir so eine bequem zu handhabende Embryontafel angelegt.

Einige meiner Angaben weichen etwas von denen DOHRN's ab: doch betrifft dies nur untergeordnete Punkte. So sind auf den, der Arbeit DOHRN's über die Entstehung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier<sup>1</sup> beigegebenen Tafeln an der Spritzlochkieme fünf bis sechs Fäden gezeichnet; ich gebe zu, dass dies für die seiner Untersuchung zu Grunde gelegten Embryonen gilt. Wie oben erwähnt, hatten die ältesten bisher von mir untersuchten Pristiurus-Embryonen nur vier Fäden. Ferner heißt es in der Arbeit über die Entwicklung der Kiemenbogen der Selachier<sup>2</sup>, dass die ersten Kiemenfäden »am ersten wahren Kiemenbogen« auftreten. Dies ist nicht richtig: wie oben erwähnt wurde, beginnt die Bildung der Kiemenfäden am Hyoidbogen. Über das gegenseitige Verhältnis zwischen Urwirbelzahl und Zahl der Kiemenfurchen und -Spalten hat DOHRN keine Beobachtungen angestellt.

Ich kehre nun wieder zur Beschreibung der einzelnen Stadien zurück. In der Zeit, welche zwischen der Bildung des 18. und des 26. oder 27. Urwirbels liegt, ereignet sich am Mesoderm des Rumpfes nichts, was nicht auch eben so gut in späteren Stadien zu beobachten wäre, und ich will daher einstweilen von der Beschreibung der betreffenden Vorgänge absehen. Dagegen kann ich nicht umhin, einige andere Vorgänge, die sich in der genannten Zeit am Vorderende des Embryo abspielen, einer kurzen Besprechung zu unterziehen; es sind dies 1) die Entstehung der Nerven; 2) die Bildung des Herzens; und 3) das Auftreten der sogenannten vorderen Kopfsomite VAN WILHE's. Die Beschreibung dieser Vorgänge gehört allerdings streng genommen nicht in den Rahmen der vorliegenden Abhandlung, indessen glaube ich deren Erörterung durch das allgemeine Interesse, das ihnen zukommt, entschuldigen zu dürfen. Eine genaue, mit Abbildungen versehene Beschreibung soll erst in meiner Arbeit über die Entwicklung des Wirbelthierkopfes gegeben werden und ich hoffe, bis dahin auch die jetzt noch bestehenden Lücken ausfüllen zu können.

Wie schon VAN WILHE ganz richtig angegeben hat, entwickeln sich die Nerven der Reihe nach von vorn nach hinten. Der erste

<sup>1</sup> Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. VI. 1886.

<sup>2</sup> Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. V. 1884.

Nerv, der zur Entwicklung kommt, ist der Trigeminus; er entsteht im Stadium mit 18 Urwirbeln. Im Stadium mit 20—21 Urwirbeln entsteht der Acusticofacialis, im Stadium mit 23—24 Urwirbeln der Glossopharyngeus und dann entwickeln sich der Reihe nach der Vagus und die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven. Der Trigeminus entsteht als ein mächtiger Auswuchs von der dorsalen Kante des Gehirns; er bildet bald nach seiner Entstehung eine langgezogene, nach hinten an Dicke zunehmende Platte, deren dorsaler Rand mit der dorsalen Kante des Gehirns zusammenhängt. Diese Platte beginnt am Mittelhirn in geringer Entfernung hinter der Stelle, an welcher später die Epiphysis entsteht und wo noch durch geraume Zeit das Medullarrohr mit dem Ektoderm verbunden ist, und erstreckt sich kontinuierlich nach rückwärts bis zum vorderen Theile des Hinterhirns. Sie umfasst höchst wahrscheinlich nicht bloß die Anlage des Trigeminus, sondern auch die Anlagen des Oculomotorius und Trochlearis. VAN WIJHE lässt die Platte (»Nervenleiste«) allmählich von vorn nach hinten schwinden und den hinteren, mit dem Hinterhirn zusammenhängenden Theil des Auswuchses zur Trigeminuswurzel werden. Ich finde aber, dass auch der vordere mit dem Mittelhirn verbundene Saum der Platte als ein Anfangs ziemlich mächtiger Strang, später aber als ungemein zarter, nur aus einer einzigen Zellreihe bestehender Faden erhalten bleibt und dass dieser Faden mit jenem, auf dem Querschnitte dreieckigen Theil der Trigeminusplatte in Verbindung tritt, welcher später zum Ciliarganglion wird. Dieser Faden ist Anfangs, so lange sich in den betreffenden Theil des Kopfes noch keine Mesodermzellen eingedrängt haben, zwischen Ektoderm und Gehirn nicht schwer zu verfolgen, später aber ist es nach den bisher von mir geübten Methoden nicht mehr möglich, ihn als gesondertes Gebilde wahrzunehmen. Da aber in noch späteren Stadien, sobald einmal die Nerven eine faserige Beschaffenheit angenommen haben, entsprechend der Richtung dieses Fadens der Oculomotorius und Trochlearis verlaufen, so glaube ich einiges Recht zu haben, den Faden in genetische Beziehung zu diesen Nerven zu bringen. Ferner darf ich aus einer Reihe von Beobachtungen, die ich nicht bloß an Selachiern, sondern auch an Vögeln und Säugethieren angestellt habe, schließen, dass die Oculomotoriuswurzel, die nach dem Gesagten Anfangs eben so wie die des Trochlearis aus der dorsalen Kante des Mittelhirns austreten musste, aus dieser Lage allmählich durch die Ausbildung der Pedunculusbahnen verdrängt und an die ventrale Seite verschoben wird.

Über die Entwicklung des Abducens besitze ich bisher keine Beobachtungen; ich kann ihn erst sehen, wenn er bereits eine faserige Beschaffenheit angenommen hat<sup>1</sup>. Die Entwicklung der Augenmuskelnerven gehört zu denjenigen Vorgängen, welche einer genauen Verfolgung die größten Schwierigkeiten entgegensetzen und man wird wohl, um einen nennenswerthen Erfolg zu erzielen, zu neuen Methoden greifen müssen.

Der Acusticofacialis tritt etwas später und in einigem Abstand von der Trigeminoanlage auf. Auch er entsteht als solider Auswuchs aus der dorsalen Kante des Medullarrohres. Noch im Stadium mit 18 Urwirbeln, wenn, wie erwähnt, der Trigeminus bereits in die Erscheinung getreten ist, kann man an derjenigen Stelle des Hinterhirns, aus welcher bald darauf der Acusticofacialis hervorwächst, nicht die geringste Spur einer Differenzirung wahrnehmen. Eine kontinuierliche »Nervenleiste«, aus deren vorderstem Ende der Trigeminus und aus deren nächstfolgender Strecke der Facialis hervorzunehmen soll, kann ich zu keiner Zeit sehen. Auch VAN WIJKE hat keine gesehen; nichtsdestoweniger scheint er eine solche anzunehmen, denn nur so kann seine Angabe verstanden werden, »die Nervenleiste sei im Stadium *H* zwischen Trigeminus und Facialis schon abortirt<sup>2</sup>«.

Der Glossopharyngeus macht sich, wie erwähnt, zuerst bei Embryonen mit 23—24 Urwirbeln bemerkbar. Auch er wächst aus der dorsalen Kante des Medullarrohres hervor und ist vom Acusticofacialis gerade so wie dieser vom Trigeminus durch eine kleine Lücke getrennt. Zwischen Glossopharyngeus und Facialis findet sich bekanntlich die schon jetzt gut erkennbare Gehörplatte, die sich später zum Gehörbläschen einstülpt. Erst hinter dieser Stelle, also erst mit dem Glossopharyngeus, beginnt sich eine kontinuierliche Nerven- oder besser Ganglienleiste zu entwickeln. Es stellen sich also die beiden ersten

<sup>1</sup> Ich möchte hier einer Erwägung Raum geben, die mich schon lange beschäftigt und die ich der weiteren Verfolgung werth erachte. Bei allen Squaliden, namentlich deutlich bei Heptanchus, giebt sich der Sphincter palpebrarum als ein abgelöster und selbständig gewordener Theil des Adductor mandibulae zu erkennen, und er wird daher auch nicht, wie bei den höheren Thieren, wo er ein Produkt des Platysma, das wohl wenigstens zum Theil mit dem Constrictor superficialis zu vergleichen sein dürfte, ist, vom Facialis, sondern vom Trigeminus innervirt. Es wäre nun denkbar, dass auch der Rectus externus sich in sehr früher Zeit aus der primitiven Kaumuskulatur differenzirt hätte und damit der betreffende Zweig des Trigeminus ein selbständiger Nerv geworden wäre.

<sup>2</sup> l. c. pag. 20.

Nerven, Trigeminus und Acusticofacialis, entwicklungsgeschichtlich in so fern in einen gewissen Gegensatz zu den folgenden, als sie nicht von einer kontinuierlichen Leiste ihren Ursprung nehmen, sondern getrennt von einander aus der dorsalen Kante des Hirnrohres hervowachsen. Dagegen stellen sich Glossopharyngeus und Vagus in eine Reihe mit den dorsalen Wurzeln der echten Spinalnerven, sowie ja auch die zum Hypoglossus<sup>1</sup> werdenden ventralen Wurzeln des Vagus entwicklungsgeschichtlich und vergleichend anatomisch mit den ventralen Wurzeln der Spinalnerven verglichen werden müssen.

Die Nerven- oder Ganglienleiste wächst, wie schon BALFOUR richtig angegeben hat, ziemlich rasch von vorn nach hinten und aus ihr sprossen segmentweise in der gleichfalls schon von BALFOUR beschriebenen Art die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven hervor. Man kann diese Vorgänge ganz gut an meinen Figuren 3 und 4 Taf. X erkennen. Zunächst sieht man (Fig. 3), dass die dorsale Fläche des Medullarrohrs, die früher (Fig. 2) ganz glatt war, rauh und uneben wird und sich etwas über die Umgebung hervorwölbt. Es ist dies die Folge eines lebhaften Wucherungsprocesses der das Medullarrohr dorsalwärts verschließenden Zellen; ganz gewöhnlich sieht man hier Theilungsfiguren in großer Menge und zwar vorwiegend solche, deren Achse senkrecht oder schief gegen das Ektoderm, also in der Richtung, in der die Wucherung erfolgt, gestellt ist. Die Zellen stehen hier häufig etwas lockerer, als in den Seitenhälften des Medullarrohrs. Aus dieser Wucherung sprossen alsbald (Fig. 4) die Spinalnervenzwurzeln hervor, die nun im innigen Anschlusse ans Medullarrohr nach abwärts wachsen. In sehr viel späteren Stadien, wenn sich die Ganglienleiste schon ganz zurückgebildet hat und der Zusammenhang der in die Ganglienanlagen eintretenden Nervenfasern mit dem Medullarrohr undeutlich geworden ist (vgl. auch BALFOUR), sieht man in der dorsalen Wand des Medullarrohrs eine Reihe sehr großer, blasser, mit mächtigen runden Kernen versehener Zellen.

Ich hätte es für überflüssig gehalten, über die Entwicklung der hinteren Wurzeln der Spinalnerven auch nur ein Wort zu verlieren, wenn nicht vor Kurzem eine ausführliche Abhandlung über diesen Gegenstand erschienen wäre, welche eine ganz andere Ansicht vertritt. Es ist dies BEARD's Abhandlung über die Entwicklung des

<sup>1</sup> Der Hypoglossus kommt, wie ich gegen ÓNODI bemerke, allen Squalliden zu.

peripherischen Nervensystems der Selachier und Vögel<sup>1</sup>. BEARD sucht den Nachweis zu liefern, dass die hinteren Wurzeln der Spinalnerven, sowie auch die Kopfnerven, nicht in der von BALFOUR und mir geschilderten Art aus der dorsalen Kante des Medullarrohres hervorzunehmen, sondern dass sie sich, oder eigentlich die Ganglien, schon lange vor dem Verschlusse des Medullarrohres als gesonderte Zellmassen zu erkennen geben, welche an der Übergangsstelle zwischen Ektoderm und Medullarplatten gelegen sind; eine Abhängigkeit dieser Zellmassen von den Medullarplatten soll nicht vorhanden sein. Damit nähert sich BEARD der schon vor langer Zeit von HIS ausgesprochenen und erst in neuester Zeit wieder lebhaft vertheidigten Auffassung. Als ich BEARD's Abhandlung in die Hand bekam, musste ich mir die Möglichkeit vor Augen halten, dass ich einen principiell vielleicht sehr wichtigen Vorgang übersehen habe. Ich nahm daher meine Serien wieder vor und fertigte auch zahlreiche neue durch Embryonen mit noch offener Medullarrinne an. Ich überzeugte mich dabei auf das allerbestimmteste, dass BEARD's Angaben den That-sachen widersprechen. BEARD hilft sich über gegentheilige Angaben zwar dadurch hinweg, dass er z. B. erklärt, meine von O. HERTWIG wiedergegebenen Figuren gehören »among the most incorrect, that have been published till now on this matter«. Ich mache daher den Vorschlag, BEARD möge auf einem der nächsten Anatomenkongresse seine Präparate neben den meinigen demonstrieren; es muss aber dabei, wie ich ausdrücklich hervorhebe, jedem Beschauer gestattet sein, die Serien zu verschieben und es darf Niemand gezwungen werden, sich auf das gerade eingestellte Präparat zu beschränken; denn sonst könnte irgend ein zufälliger Riss im Präparat als ein normales Vorkommnis ausgegeben werden.

BEARD's Untersuchungen laufen darauf hinaus, die Homologie der Spinalganglien der Wirbelthiere mit den Parapodialganglien der Anneliden zu beweisen; dieser Beweis kann aber nur erbracht werden, wenn gezeigt wird, dass die Spinalganglien nicht aus dem Medullarrohr hervorzunehmen, sondern selbständig aus dem Ektoderm entstehen. —

Was die Entwicklung des Herzens betrifft, so haben meine Untersuchungen, obwohl sie schon seit drei Jahren darauf gerichtet sind, bisher noch zu keinem befriedigenden Abschlusse geführt.

<sup>1</sup> J. BEARD, The development of the peripheral Nervous system of Vertebrates. Quart. Journ. of micr. science. Bd. XXIX. 1888.

Es gilt dies hauptsächlich in Beziehung auf die Frage nach dem Ursprung des Endothels, während andere, z. Th. principiell wichtige Fragen relativ leicht zu erledigen sind. Indessen erlauben mir meine Untersuchungen doch, mir über die zahlreichen Angaben aus neuerer Zeit ein eigenes Urtheil zu bilden.

Vor Allem handelt es sich darum, die Zeit der Herzbildung genau festzustellen und ich glaube in dieser Hinsicht nicht fehlzugehen, wenn ich das Stadium mit 21—22 Urwirbeln als erstes Stadium der Herzentwicklung bezeichne. Aber schon viel früher, nämlich schon bei Embryonen mit 18 Urwirbeln, sieht man Zellen, welche ganz zweifellos später zu Endothelzellen werden. Diese Zellen liegen rechts und links am Dotterstiel, zwischen Entoderm und visceraler Seitenplatte. Woher sie stammen, kann ich nicht mit Sicherheit angeben. Mehrere meiner Schnitte scheinen es ganz außer Zweifel zu stellen, dass sie von den Elementen der visceralen Seitenplatten stammen, indessen kann ich doch die Möglichkeit, dass sie von der Oberfläche des Dotters eingewandert sind, nicht ganz ausschließen. Zwischen den beiden Seitenplatten findet sich in der Gegend, wo diese Zellen gelegen sind, eine enge spaltförmige Höhle. — Diese ersten Endothelzellen hat schon RÜCKERT<sup>1</sup> bei Torpedo gesehen und abgebildet<sup>2</sup>. Das Stadium RÜCKERT's war aber, wie aus der größeren Zahl der Zellen und der Weite der Perikardialhöhle hervorgeht, etwas älter als das Stadium, auf das sich meine Angaben beziehen.

Vielleicht dürfte sich die ganze Frage nach dem Ursprung des Endothels des Herzens und der Gefäße um die Frage drehen, woher die erwähnten Zellen stammen. Sagittalschnittserien durch Embryonen mit 21 und 22 Urwirbeln lassen es wahrscheinlich erscheinen, dass diese Zellen bei ihrer Proliferation Stränge bilden, welche, indem sie nach vorn wachsen, die Vorderwand des Dotterstiels umgreifen und an der ventralen Wand des Vorderdarmes sich zur Bildung des Herzens vereinigen. In einem etwas späteren Stadium, bei Embryonen mit 23—24 Urwirbeln, sieht man an Querschnittserien, dass sich die erwähnten Zellen, die ich mit RÜCKERT als »Gefäßzellen« bezeichnen will, an einen medianen Zellenwulst der ventralen Wand des Vorderdarmes so innig anlegen, dass es den Anschein gewinnt, als ob sie zum Theil aus diesem Zellenwulst

<sup>1</sup> J. RÜCKERT, Über die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachierembryonen. Biol. Centralbl. Bd. VIII. 1888.

<sup>2</sup> l. c. pag. 390. Fig. 1.



entstünden. In der That leitet auch RÜCKERT einen Theil der Endothelzellen des Herzens von den Zellen dieses Wulstes ab. Ich halte indessen seine betreffenden Zeichnungen<sup>1</sup> nicht für beweisend; wenigstens glaube ich an einer besonders schönen Serie überall eine deutliche Grenze zwischen den Gefäßzellen und dem Wulst zu sehen. Es müsste sich, wie mir scheint, diese Frage an Horizontalschnittserien ziemlich leicht entscheiden lassen; solche stehen mir aber von diesen Stadien bisher noch nicht zu Gebote.

Die Endothelzellen des Herzens bilden Anfangs einen ziemlich unregelmäßigen Zellhaufen, in welchem bei Embryonen mit 26 Urwirbeln Hohlräume aufzutreten beginnen, die immer zahlreicher und größer werden, sodann mit einander zu größeren Räumen und schließlich zur einheitlichen Herzhöhle konfluieren. Es ist interessant, dass sich eine einheitliche Herzhöhle erst relativ spät, jedenfalls erst nach der Bildung der Aorten und nicht vor der Entstehung des 30. Urwirbels ausbildet. Ob indessen ursprünglich zwei getrennte Herzhöhlen vorhanden sind, kann ich nicht sagen; im Stadium mit 26—27 Urwirbeln macht es zwar zuweilen den Eindruck, als ob das Endothelrohr des Herzens paarig wäre, in den meisten Fällen jedoch sieht man auf Schnitten nicht zwei, sondern mehrere Lumina.

Hinsichtlich der Entwicklung der Gefäße halte ich, so lange nicht viel bessere und zwingendere Gründe dagegen angeführt werden können als bisher, an dem Satze fest, dass Endothel stets aus Endothel hervorgeht. RÜCKERT sucht wahrscheinlich zu machen, dass die Endothelien der großen Gefäße des Kopfes und Rumpfes »aus zwei verschiedenen Quellen hervorgehen, aus dem Entoblast der Darmwandung und dem den Darm umhüllenden Mesoblast. Im Bereiche des Mesoblast hinwiederum lässt sich ein Austritt von gefäßbildenden Zellen (,Gefäßzellen‘) sowohl aus den Somiten als namentlich aus dem unsegmentirten ventralen Mesoblast (Seitenplatten) verfolgen<sup>2</sup>.« — Es ist für mich, ohne Abbildungen zu bringen, schwer, gegen diese Ansicht, die ich nicht theilen kann, Stellung zu nehmen. Ich möchte daher nur auf die Schwierigkeit hinweisen, junge, eben in Bildung begriffene Gefäße in einer Querschnittserie auf größere Strecken zu verfolgen. Solche Gefäße stellen sehr zarte, oft nur aus einer einzigen Reihe mehr oder weniger langgestreckter Zellen bestehende Fäden dar, die sich allmählich aushöhlen. Sind

<sup>1</sup> l. c. pag. 392. Fig. 5 und 6.

<sup>2</sup> l. c. pag. 425.

solche Fäden oder Stränge noch nicht ausgehöhlt oder sind sie, obwohl sie bereits ausgehöhlt waren, wieder kollabirt, so kommt man, wenn man sich nicht die Mühe nimmt, eine sehr große Zahl von Schnitten zu zeichnen und die Bilder mit einander zu vergleichen, leicht in Gefahr, Gefäßdurchschnitte für Mesodermzellen zu halten. Dies ist meiner Überzeugung nach RÜCKERT und namentlich PAUL MAYER<sup>1</sup> wiederholt passirt. Auch ist zu beachten, dass ein Querschnitt eines jungen Gefäßes, wenn er gerade zwischen zwei Zellkernen hindurchgeht, kernlos sein kann, und wenn nun ein solches Gefäß noch dazu kollabirt ist oder ein sehr enges Lumen besitzt, so hat man im Schnitt häufig nur ein ganz kleines, kernloses, allenfalls mit einigen Dotterkörnchen durchsetztes Klümpchen vor sich, das ganz bedeutungslos zu sein scheint und der Aufmerksamkeit leicht ganz entgeht. Ich kann dies an sehr zahlreichen Präparaten demonstrieren. Ich habe die erste Entwicklung der Gefäße namentlich an den Aorten wiederholt genau verfolgt und es ist mir kein Fall erinnerlich, der mich an der Überzeugung irre gemacht hätte, dass neue Endothelien immer nur aus bereits bestehenden ihren Ursprung nehmen.

BALFOUR ist über die Zeit der Entstehung des Herzens im Unklaren geblieben. Ich habe oben nach der von BALFOUR gegebenen allgemeinen Charakteristik der Embryonen angeführt, dass er die Bildung des Herzens in das Stadium *H* verlegt<sup>2</sup>. Bald darauf verlegt er sie aber in das Stadium *G*<sup>3</sup> und beschreibt sie fast mit denselben Worten wie früher vom Stadium *H*. Eben so verlegt er später bei der speciellen Beschreibung der Herzentwicklung »the first trace of the heart« in das Stadium *G*<sup>4</sup>, verweist aber dabei auf eine Figur, welche, wie die Tafelerklärung sagt, einem *Pristiurus*-embryo aus dem Stadium *H* entnommen ist. — Die Angaben PAUL MAYER's sind fast durchwegs vieldeutig und halten sich jede Möglichkeit offen; dabei sind sie reichlich mit theoretischen Erörterungen durchsetzt, die zwar, wie ich nach der ganzen Art der Darstellung vermuthe, geistreich sein sollen, aber die Sache in keiner Weise fördern. — Die Beschreibung, welche RÜCKERT giebt, lässt sofort erkennen, dass jedem Wort eine Beobachtung zu Grunde liegt, und

<sup>1</sup> PAUL MAYER, Über die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. Mitth. der Zool. Station zu Neapel. Bd. VII.

<sup>2</sup> Monographie. pag. 76.

<sup>3</sup> pag. 109. <sup>4</sup> pag. 230.

wenn ich mich auch mit der Deutung seiner Beobachtungen nicht einverstanden erklären kann, so muss doch die Gewissenhaftigkeit und Sorgfalt seiner Untersuchungen rühmend hervorgehoben werden.

Ich komme nun zu einem principiell sehr wichtigen Gegenstand, nämlich zur Frage nach der Entwicklung und Bedeutung der sogenannten Kopfsomite. Diese Frage ist eigentlich schon von BALFOUR angeregt worden, aber bestimmt formulirt wurde sie erst von VAN WIJHE in seiner bekannten Arbeit über die Mesodermsegmente und Nerven des Selachierkopfes. Es kann nicht meine Absicht sein, diese Frage hier nach ihrem ganzen Umfange zu behandeln, sondern ich will mich auf die Mittheilung einiger Beobachtungen beschränken, die, wie mir scheint, mit Nothwendigkeit zu einer von der bisherigen wesentlich verschiedenen Auffassung führen müssen.

Ich theile die Kopfsomite ein in vordere oder proximale und hintere oder distale. Unter letzteren verstehe ich diejenigen, welche hinter jener Stelle, an der sich das Gehörbläschen bildet, gelegen sind, unter ersteren die vor dieser Stelle gelegenen. Dazu kommt noch eines, welches an der Grenze zwischen beiden Regionen, nämlich genau in der Höhe des Gehörbläschens, liegt und welches ich noch den proximalen zurechne. Proximale Kopfsomite sind, wie VAN WIJHE gezeigt hat, jederseits vier, distale jederseits fünf zu unterscheiden.

Ich beginne mit der Beschreibung der hinteren Kopfsomite, weil sie einem richtigen Verständnisse kaum irgend welche Schwierigkeiten entgegensetzen. Diese Somite entstehen genau in derselben Weise wie die Urwirbel und sind überhaupt, so lange sie als distinkte Theile erhalten bleiben und ihre Selbständigkeit bewahren, von echten Urwirbeln nicht zu unterscheiden. Wie schon im ersten Theile erwähnt wurde, entwickeln sich bei allen Wirbelthieren die Urwirbel der Reihe nach von vorn nach hinten, so dass also der vorderste Urwirbel zugleich der älteste ist. Dieser vorderste Urwirbel ist aber identisch mit dem fünften Kopfsomit VAN WIJHE's, dem ersten distalen Somite. Auch die weitere Entwicklung der fünf distalen Kopfsomite ist genau dieselbe wie die der nächstfolgenden Urwirbel des Rumpfes. Wir werden später an den Urwirbeln Vorgänge kennen lernen, welche zur Bildung der Seitenrumpfmuskulatur und eines bestimmten Theiles des Bindegewebes führen; genau dieselben Vorgänge spielen sich an den distalen Kopfsomiten ab. Es kommt hier eine Muskulatur zur Ausbildung, die sich kontinuierlich in die Seitenrumpfmuskulatur fortsetzt, und diese entsteht genau aus demselben Theile der Somite wie

am Rumpfe. Und gerade so wie aus bestimmten Theilen der Urwirbel Bindegewebe hervorgeht, so auch an den distalen Kopfsomiten. Es liefern also stets homologe Theile homologe Organe.

Dabei ist das Hauptgewicht keineswegs darauf zu legen, dass sich aus den hinteren Kopfsomiten überhaupt Muskeln und Bindegewebe entwickeln, sondern vielmehr darauf, dass diese Organe genau aus denselben Theilen der Somite hervorgehen, wie am Rumpfe. Denn um zwei oder mehr Theile eines Embryo mit einander vergleichen zu dürfen, ist es nicht nothwendig, dass sich aus ihnen auch durchaus die gleichen Organe entwickeln; es kann vielmehr die Entwicklung eines oder mehrerer Organe ganz oder fast ganz unterdrückt sein. Dies ist z. B. bei den Exkretionsorganen im Kopf und vorderen Theile des Rumpfes, sowie fast in der ganzen Schwanzregion der Fall; obwohl sich diese, wie später noch ausführlich aus einander gesetzt werden soll, aus bestimmten Theilen der Urwirbel entwickeln, nehmen wir doch keinen Anstand, alle Urwirbel in eine Reihe zu stellen, unbekümmert darum, ob sie Exkretionsorgane zur Ausbildung bringen oder nicht.

Dagegen ist es zur Vergleichung zweier oder mehrerer Organe von principieller Wichtigkeit, dass sie aus gleichnamigen Theilen des Embryo hervorgehen. So dürfen wir z. B. eine Muskulatur, welche aus den Seitenplatten entsteht, nicht mit der Seitenrumpfmuskulatur vergleichen; denn wir sehen, dass am ganzen Rumpf und Schwanz diese Muskulatur aus den Urwirbeln hervorgeht. Ja, wir dürfen nicht einmal jede, aus den Urwirbeln hervorgehende Muskulatur als Seitenrumpfmuskulatur bezeichnen, sondern nur diejenige, welche aus einem ganz bestimmten Theile der Urwirbel, nämlich aus deren medialer Lamelle, den Ursprung nimmt. Im gegentheiligen Falle würden wir der Willkür Thür und Thor öffnen; wir würden schließlich dazu kommen, jedwede Muskulatur, gleichviel wie sie entstanden sein mag, mit der Seitenrumpfmuskulatur zu vergleichen.

Für die Vergleichung zweier oder mehrerer embryonaler Organe ist also nicht so sehr ihre weitere Ausbildung, als ihre erste Entstehung maßgebend; immerhin können sich aber aus der weiteren Ausbildung neue Beweise für die Richtigkeit einer Ansicht ableiten lassen.

Sowie sich nun die distalen Kopfsomite einerseits mit Rücksicht auf ihre erste Entstehung und weitere Ausbildung in eine Reihe mit den Urwirbeln stellen, so auch in Beziehung auf ihr Verhältnis zu

den Seitenplatten und den Nerven. Gerade so wie am Rumpfe setzen sich auch am distalen Theile des Kopfes die beiden Lamellen der Urwirbel kontinuierlich in die beiden Lamellen der Seitenplatten fort. Und so wie die Seitenplatten des Rumpfes, abgesehen von anderen Organen, eine viscerale Muskulatur liefern, so auch am Kopfe. Hier entsteht aus ihnen die Muskulatur der Kiemenregion vom dritten Bogen angefangen nach rückwärts. Überdies liefern sie in einer, später noch näher zu schildernden Weise, die Muskulatur des Herzens, was mit der speciellen Bedeutung dieser Region im Zusammenhang steht.

Was die Beziehung der hinteren Kopfregion zu den Nerven betrifft, so ist vor Allem darauf Gewicht zu legen, dass hier gerade so wie am Rumpfe sowohl dorsale als ventrale Wurzeln zur Ausbildung kommen. Die dorsalen Wurzeln, welche zum Glossopharyngeus und Vagus werden, wachsen in derselben Weise, wie weiter hinten, aus einer kontinuierlichen Nerven- oder Ganglienleiste hervor; die ventralen Wurzeln, welche zum Hypoglossus werden, sind im vorderen Theile, entsprechend dem Glossopharyngeus, abortirt, im hinteren dagegen noch vorhanden; und zwar zähle ich bei *Heptanchus* drei, bei *Mustelus*, *Acanthias* und *Scyllium* zwei Wurzeln, die von vorn nach hinten an Stärke zunehmen.

In späteren Stadien sind die topographischen Beziehungen der dorsalen Wurzeln zu den Urwirbeln, wie schon VAN WIJHE<sup>1</sup> gezeigt hat, im Kopf und Rumpf verschieden. Im Kopf wachsen sie lateralwärts, im Rumpf medialwärts von den Urwirbeln herab. Es hängt dies vielleicht z. Th. mit dem Umstande zusammen, dass im Kopfe keine Verschmelzung der dorsalen und ventralen Wurzeln zu einem gemeinsamen Nervenstamm eintritt.

Viel schwieriger ist die Frage nach der Entstehung und Bedeutung der vorderen oder proximalen Somite.

Wenn man durch Embryonen, bei denen es noch nicht zur Bildung von Kiemenfurchen gekommen ist, Sagittalschnittserien anfertigt, so überzeugt man sich sehr leicht, dass am Mesoderm jeder Körperhälfte drei Abschnitte unterschieden werden können: ein vorderer unsegmentirter, ein mittlerer, dessen dorsaler Theil in die Urwirbel gegliedert ist, und ein hinterer oder caudaler, abermals unsegmentirter. Eben so leicht überzeugt man sich, dass sich sowohl die Urwirbel, als die Seitenplatten des mittleren Mesodermabschnittes in das proximale und distale unsegmentirte

<sup>1</sup> l. c. pag. 31.

Mesoderm fortsetzen. Da sich nun das proximale Mesoderm, von dem hier allein die Rede sein soll, kontinuierlich mit dem ersten Urwirbel und den Seitenplatten in Verbindung setzt, so ist damit zugleich gesagt, dass der erste Urwirbel vorn keine scharfe Grenze hat. Es gilt dies, nebenbei bemerkt, von allen Wirbelthieren. Überall ist der erste Urwirbel vorn offen und setzt sich eben so wie die Seitenplatten kontinuierlich in das unsegmentirte Mesoderm des Vorderkopfes fort.

Diese Beziehung des vorderen zum mittleren Mesodermabschnitte scheint mir für die richtige Beurtheilung der später am proximalen Mesoderm ablaufenden Vorgänge von großer Bedeutung zu sein.

Es war ferner schon BALFOUR bekannt, dass das Mesoderm des Vorderkopfes schon sehr frühzeitig, nämlich schon zur Zeit, wann die Medullarrinne noch ganz flach und seicht ist, eine sehr ansehnliche, auf dem Querschnitte ungefähr dreieckige Höhle umschließt. Verfolgt man diese Höhle an einer Querschnittserie von vorn nach hinten, so sieht man, dass sie sich, allmählich enger werdend, sowohl in die jetzt noch ganz kleine Höhle des ersten Urwirbels, als auch in den feinen Spalt zwischen den beiden Seitenplatten fortsetzt. Von dem Zusammenhang mit diesem Spalt kann man sich übrigens nur an Querschnittserien überzeugen, da die Seitenplatten auf Sagittalschnitten schief getroffen werden. Von dem Zusammenhang mit der Höhle des ersten Urwirbels überzeugt man sich aber am besten an Sagittalschnittserien. Endlich ist noch zu bemerken, dass sich vom Vorderende des proximalen Mesoderms schon sehr frühzeitig ein auf dem Sagittalschnitt sichelförmiger Fortsatz nach vorn erstreckt, der den Stiel der primären Augenblase von hinten und unten umgreift und in welchen sich die erwähnte Höhle nicht fortsetzt.

Wesentlich dieselben Verhältnisse findet man auch noch kurz nach dem Auftreten der ersten Kiemenfurche. Aber schon bei Embryonen mit 22—23 Urwirbeln macht sich der Beginn einer Scheidung des proximalen Mesoderms in mehrere Abschnitte bemerkbar. Bei Embryonen mit der angegebenen Urwirbelzahl sieht man auch schon den allerersten Anfang einer zweiten Kiemenfurche, die bald darauf noch deutlicher wird, aber erst bei Embryonen mit 26—27 Urwirbeln das Ektoderm erreicht. Bei Embryonen mit 22—23 Urwirbeln faltet sich zunächst die mediale Wand des proximalen Mesoderms etwas hinter der Mitte des dorsalen Endes der ersten Kiemenfurche ein, so dass die Kontinuität dieses Mesoderms und

seiner Höhle nur an den von der Mittelebene entfernteren Schnitten wahrgenommen werden kann. Eine zweite Einfaltung der medialen Wand liegt etwas weiter vorn, aber gleichfalls noch über der ersten Kiemenfurche; jedoch kommt es hier nie zu einer vollständigen Scheidung. Gleichzeitig schneidet an der Basis des erwähnten sichelförmigen Fortsatzes von der lateralen Seite her eine Furche ein, welche eine Abtrennung dieses Fortsatzes einleitet. An Schnitten, welche der Mittelebene mehr genähert sind, sieht man diesen Fortsatz noch in innigem Zusammenhang mit dem übrigen Mesoderm: an Schnitten dagegen, welche mehr seitwärts geführt sind, erscheint derselbe als selbständige isolirte Zellmasse.

Erst nachdem die zweite Kiemenfurche eine scharfe Begrenzung gewonnen hat, also nicht vor der Bildung des 26.—27. Urvirbels, greift die bereits vorbereitete Scheidung des proximalen Mesoderms in mehrere Abschnitte vollständig durch. Indem sich der sichelförmige Fortsatz ablöst und selbständig wird, wird er zum ersten Kopfsomit VAN WILHE's. Indem ferner die zweite der über der ersten Kiemenfurche in die mediale Mesodermwand eindringenden Falten durchschneidet, löst sich dieser Theil als sogenanntes zweites Kopfsomit vom folgenden ab. Und indem endlich der Rest des proximalen Mesoderms sich einerseits an seiner Verbindung mit dem ersten Urvirbel, andererseits etwa in der Mitte seiner Länge einschnürt, theilt er sich, wenigstens scheinbar, in zwei ungefähr gleich lange Abschnitte, welche das dritte und vierte Kopfsomit VAN WILHE's vorstellen. Ich bin aber nicht sicher, ob diese Scheidung jemals eine vollständige wird. Immerhin bekommt man an einzelnen Schnitten Bilder zu sehen, welche den wichtigen Figuren 1 und 2 VAN WILHE's ähnlich sind.

Das erste Somit, das Anfangs, wie erwähnt, solid ist, höhlt sich später aus und die Höhle wird zur ersten Kopfhöhle BALFOUR's und VAN WILHE's. Diese Höhle tritt in sehr viel späteren Stadien durch einen engen Gang mit der der Gegenseite in Verbindung. Das zweite Somit umschließt von allem Anfang an die größte Höhle, die sich weit nach hinten und abwärts in den Kieferbogen hinein erstreckt. Schon sehr frühzeitig, nämlich schon bei Embryonen mit 23 Urvirbeln, sieht man über die dorsale, etwas nach vorn zu abfallende Wand dieser Höhle den Ramus ophthalmicus profundus des Trigemini zur Anlage des Ciliarganglions ziehen, während sich der hinteren Wand der Ramus maxillaris anschmiegt, ein Verhältnis, das sich durch sehr lange Zeit forterhält. Das sogenannte dritte Somit enthält

Anfangs nur eine sehr enge Höhle, die sich aber bald in ihrer vorderen Hälfte erweitert, während sie in der hinteren schwindet. Es ist dies die dritte Kopfhöhle BALFOUR's und VAN WIJHE's. Sie schiebt sich mehr und mehr nach vorn, so dass sie schon bei Embryonen mit drei Kiemenfurchen über der dorsalen Verlängerung der ersten Kiemenfurchen liegt. Das dritte Somit findet sich zwischen Ramus maxillaris des Trigemini und dem primären Aste des Facialis, als welcher der sich zuerst entwickelnde Ramus hyoideus anzusehen ist<sup>1</sup>; die beiden anderen Hauptäste des Facialis, die Portio facialis des N. ophthalmicus superficialis und der Ramus buccalis sind viel spätere Bildungen. Das vierte Somit zeigt nur ganz im Anfang eine kleine Höhle, welche aber bald schwindet.

Fassen wir nach dem Gesagten die erste Entstehung der proximalen Kopfsomite zusammen, so müssen wir sagen, dass sie kaum eine entfernte Ähnlichkeit mit der Bildung der Urwirbel zeigt. VAN WIJHE führt zum Beweise, dass die Somite des Kopfes in der erwähnten Periode (Stadium I BALFOUR's) denen des Rumpfes gleichzustellen sind, folgende drei Punkte an: »1) Dass die Länge (der proximal-distale Durchmesser) der Somite sich im ganzen Körper gleich verhält; 2) dass die obere Grenzlinie der Rumpfsomite ununterbrochen in diejenige der Kopfsomite übergeht; und 3) dass die untere Grenze der Somite sowohl im Kopfe als im Rumpfe nur wenig unter der oberen Grenze des Darmes liegt<sup>2</sup>.«

Da ich nach den früheren Erörterungen die fünf distalen Kopfsomite für echte Urwirbel halte, so gilt das, was ich gegen VAN WIJHE's Beweisführung einzuwenden habe, nur in Beziehung auf die vier vorderen Somite. Was den ersten Punkt betrifft, so hat VAN WIJHE selbst hervorgehoben, dass das erste Somit eine Ausnahme macht, indem es zur Zeit seiner Entstehung viel kürzer ist, als die übrigen. Aber auch das zweite Somit macht, wie ich glaube, eine Ausnahme. Denn wenn es auch richtig ist, wie ich dies ja selbst schon hervorgehoben habe, dass die Länge der Urwirbel von hinten nach vorn allmählich zunimmt, so ist doch zu bemerken, dass die dorsale Kante des zweiten Somites — und diese allein kann hier in Frage kommen — ganz unverhältnismäßig lang ist. Nur das dritte und vierte Somit stellen sich in Beziehung auf ihre

---

<sup>1</sup> Diesen Ast hat schon BALFOUR, der auch die beiden anderen Äste kannte, als Hauptast bezeichnet.

<sup>2</sup> l. c. pag. 4.



Länge ungefähr in eine Reihe mit den nächstfolgenden echten Urwirbeln. Was den zweiten Punkt anbelangt, so trifft die Bemerkung VAN WIJHE's allerdings vollkommen zu; aber ich kann in dem von ihm hervorgehobenen Verhalten des Mesoderms auch nicht die Spur eines Beweises für die Richtigkeit seiner Ansicht erblicken. Dass die obere Grenzlinie des Mesoderms des Vorderkopfes als direkte Verlängerung derjenigen des Rumpfmesoderms erscheint, finde ich nur ganz natürlich und ein entgegengesetztes Verhalten müsste zum mindesten höchst sonderbar erscheinen. Wir finden doch auch, dass sich die dorsale Grenzlinie des unsegmentirten distalen Mesoderms kontinuierlich in die dorsale Grenzlinie des segmentirten fortsetzt. Was den dritten Punkt betrifft, so ist vor Allem wieder hervorzuheben, dass auch hier das erste Somit eine Ausnahme macht; hinsichtlich des zweiten Somites weiß ich nicht, wohin VAN WIJHE die untere Grenzlinie verlegen will. Ich für meinen Theil kann eine solche überhaupt nicht finden oder müsste sie an ganz willkürlicher Stelle ziehen. Das dritte und vierte Somit können aber für die Beweisführung so lange nicht in Betracht kommen, als nicht wenigstens gezeigt werden kann, dass die Scheidung dieser beiden Segmente von einander und vom ersten Urwirbel jemals eine vollständige wird. So lange dies nicht geschieht, weiß ich nicht, wo ich die ventrale Grenze der Somite zu ziehen habe.

Die Art der Entstehung der vier, aus dem unsegmentirten Mesoderm des Vorderkopfes hervorgehenden Abschnitte giebt uns also kein Recht, sie mit Urwirbeln zu vergleichen. Eben so wenig haben wir aber ein Recht, sie und etwa noch zwei folgende als primäre oder palingenetische Somite zu bezeichnen und sie den hinteren als sekundären oder cenogenetischen gegenüber zu stellen. Ich habe nicht die Absicht, auf diese in jüngster Zeit von GEGENBAUR ausgesprochene Ansicht hier einzugehen und bemerke nur, dass gegen dieselbe schon die Thatsache spricht, dass die vier vorderen der »primären« Segmente sehr viel später als die »sekundären« entstehen.

Sowie die erste Entstehung, ist auch die weitere Entwicklung der vier proximalen Mesodermabschnitte eine ganz andere, als bei den Urwirbeln und den, mit diesen übereinstimmenden Kopfsomiten. Zwar bilden sich auch im Vorderkopf Bindegewebe und Muskeln und ein Theil des Bindegewebes geht aus der medialen Wand der Mesodermabschnitte hervor. Aber damit ist auch die Übereinstimmung erschöpft. Es bilden sich im Kopfe die Muskeln fast durchwegs an Stellen, welche an den Urwirbeln nur Bindegewebe liefern und es

entsteht das Bindegewebe auch an Stellen, welche an den Urwirbeln zu Muskeln werden. Nie kommt es im Vorderkopf zu einer Scheidung in Hautmuskelplatte (Myotom) und Sklerotom<sup>1</sup>, sowie denn überhaupt der Vorderkopf nach der ganzen Art seiner Entwicklung als etwas Besonderes, mit dem Hinterkopf und Rumpfe nicht näher Vergleichbares erscheint.

Die Entwicklung des Bindegewebes beginnt im Vorderkopf viel früher als im Rumpfe, sie ist am sogenannten zweiten Kopfsomite schon im Stadium mit 26—27 Urwirbeln zu sehen und ist im Stadium mit 34—35 Urwirbeln, wenn sie im Rumpfe eben erst begonnen hat, schon sehr weit vorgeschritten. Es spricht dies, wie mir scheint, mit Entschiedenheit gegen die Annahme, dass die Mesodermabschnitte des Vorderkopfes als Urwirbel aufzufassen sind. Denn die Differenzirung der Gewebe folgt einem ganz bestimmten Gesetze: sie schreitet in derselben Weise fort, in der die Bildung der Organanlagen erfolgt. Dies sehen wir deutlich bei der Bildung der Urwirbel, Nerven und Exkretionsorgane; diese Organe entstehen der Reihe nach von vorn nach hinten und zeigen einen um so höheren Grad der Differenzirung, je älter, mit anderen Worten, je weiter nach vorn sie gelegen sind. Es gilt dies auch dann, wenn eine Organanlage von ihrer Ursprungsstelle aus nach zwei entgegengesetzten Richtungen weiter wächst; auch dann zeigt der älteste Theil den höchsten Grad der Differenzirung. Als Beispiel führe ich die Chorda an; der Ort ihres ersten Auftretens dürfte ungefähr in die Gegend des späteren Hinterkopfes fallen; von hier wächst sie nach vorn und hinten weiter. Damit im Zusammenhang findet man auch noch in späten Stadien an den beiden Enden den geringsten Grad der Differenzirung des Chordagewebes. Wenn wir nun annehmen, dass die vier Mesodermabschnitte des Vorderkopfes Urwirbel repräsentiren, kommen wir mit diesem Gesetze in Kollision; denn obwohl sie erst entstehen, nachdem schon mindestens zwanzig Urwirbel gebildet sind, tritt die gewebliche Differenzirung an ihnen früher auf als an diesen.

Bei den Urwirbeln liefert, wie wir sehen werden, nur eine ganz bestimmte und scharf begrenzte Stelle der medialen Wand Bindegewebe; an den Mesodermabschnitten des Vorderkopfes dagegen betheiligt sich die ganze mediale Wand an der Bildung des Binde-

---

<sup>1</sup> Nichtsdestoweniger unterscheidet VAN WIJHE auch hier ein Myotom und Sklerotom.

gewebes. Während ferner die Muskulatur der Urwirbel ausschließlich aus der medialen Wand entsteht, nimmt sie im Vorderkopf zum größten Theil aus der lateralen und zum kleineren Theil aus der hinteren Wand der sogenannten Somite den Ursprung; Letzteres gilt z. B. nach VAN WIJHE vom Musc. rectus sup., int. und inf., die aus der Hinterwand des ersten »Myotomes« entstehen.

Eben so wenig rechtfertigt auch die Beziehung der Nerven zu den vier Mesodermabschnitten des Vorderkopfes und den daraus hervorgehenden Organen die Ansicht, dass wir es hier mit Urwirbeln zu thun haben. Vor Allem haben wir daran festzuhalten, dass der Vorderkopf nur zwei primäre Nerven, den Trigeminus und Acustico-facialis besitzt, und dass diese Nerven nicht, wie die dorsalen Nervenwurzeln des Hinterkopfes und Rumpfes aus einer kontinuierlichen Nerven- oder Ganglienleiste, sondern getrennt von einander entspringen. Die Augenmuskelnerven können erst in zweiter Linie in Betracht kommen und dabei hat man sich die Möglichkeit oder Wahrscheinlichkeit vor Augen zu halten, dass sie Derivate des primitiven Trigeminusauswuchses sind.

Ich muss hier von der Mittheilung der zahlreichen Details, zu denen meine Untersuchungen bisher geführt haben, absehen und muss es daher für diesmal unterlassen, die vielen, über die Metamerie des Wirbelthierkopfes in den letzten Jahren aufgestellten Hypothesen einer Kritik zu unterziehen; ich bemerke nur, dass sie mir fast sämmtlich den Eindruck einer Beweisführung um jeden Preis, selbst um den Preis der Thatsachen, gemacht haben.

Was die Ansicht betrifft, zu der, wie ich glaube, meine Beobachtungen mit Nothwendigkeit führen müssen, so ist dieselbe gemein einfach. Sie geht dahin, dass wir am Kopf der Wirbelthiere ontogenetisch und phylogenetisch zwei Abschnitte zu unterscheiden haben: einen vorderen, größeren, unsegmentirten und einen hinteren, kleineren, segmentirten. Die Grenze zwischen beiden bildet das Gehörbläschen, das aber noch dem Vorderkopfe zuzurechnen ist. Das Mesoderm des Vorderkopfes kann sich in mehrere Abschnitte theilen, die jedoch weder nach der Art ihrer Entstehung und weiteren Ausbildung, noch auch nach ihren Beziehungen zu den Nerven mit Urwirbeln vergleichbar sind. Primäre Nerven des Vorderkopfes giebt es, abgesehen vom Olfactorius und Opticus, zwei: den Trigeminus und Acusticofacialis; die Augenmuskelnerven sind vielleicht, wie erwähnt, vom Trigeminus abzuleiten und die Augenmuskeln selbst vielleicht von der in den ersten Kiemenbogen eintretenden.

vom Trigeminus innervirten visceralen Muskulatur. Primäre Nerven des Hinterkopfes sind der Glossopharyngeus, Vagus und der aus den ventralen Wurzeln dieser Region entstehende Hypoglossus. Davon kann wieder ein Theil des Vagus als Accessorius eine größere Selbständigkeit erlangen. Nach Homologa von dorsalen Ästen glaube ich nirgends suchen zu müssen, da die Beobachtung lehrt, dass sie am Rumpfe erst in sehr später Zeit, wie es scheint, in Abhängigkeit von der Scheidung der ursprünglich einheitlichen Seitenrumpfmuskelmasse in dorsale und ventrale Muskelfelder, entstehen.

Diese Ansicht steht nicht bloß mit den Thatfachen der Entwicklung aller cranioten Wirbelthiere, so weit sie mir bekannt sind, in vollem Einklang, sondern erscheint auch im Hinblick auf die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Amphioxus vollkommen gerechtfertigt. Ich möchte das unsegmentirte Mesoderm des Vorderkopfes der Cranioten mit jenem Fortsatz des ersten Ursegmentes des Amphioxus, den HATSCHKE beschrieben und abgebildet hat, vergleichen. Dieser unsegmentirte Fortsatz des ersten Ursegmentes bleibt bei Amphioxus, entsprechend der geringen Ausbildung der Kopfregion, sehr klein und unansehnlich, bei den cranioten Wirbelthieren dagegen bringt die mächtige Ausbildung des Kopfes auch eine entsprechende Mächtigkeit des unsegmentirten Mesoderms mit sich. Bei den cranioten Wirbelthieren wird nur der dorsale Theil des Rumpfmesoderms segmentirt, der ventrale bleibt unsegmentirt, wesshalb, wie HATSCHKE mit Recht betont hat, nur der dorsale Theil der Ursegmente des Amphioxus mit den Urwirbeln verglichen werden darf, während der ventrale den Seitenplatten gleichzusetzen ist. Daher lässt es sich auch verstehen, dass bei den Cranioten das Mesoderm des Vorderkopfes nicht bloß mit dem ersten Urwirbel, sondern auch mit den Seitenplatten in Verbindung steht.

In der Kopfregion des Amphioxus verbreiten sich jederseits zwei sehr starke Nerven, die weder nach ihrem Ursprung noch nach ihrem Verlauf mit Spinalnerven verglichen werden können. Mit diesen Nerven möchte ich die beiden Nerven des Vorderkopfes der Cranioten, den Trigeminus und Acusticofacialis, vergleichen. Alle hinter ihnen beim Amphioxus entspringenden Nerven sind echte Spinalnerven, sowie auch die Nerven des Hinterkopfes der Cranioten von solchen abzuleiten sind. —

Nach dieser Abschweifung gehe ich wieder zur Beschreibung der weiteren Ausbildung des Rumpfmesoderms über. Das Stadium, an das ich mich zunächst halten will, betrifft einen Embryo mit

26—27 Urwirbeln und zwei scharf begrenzten inneren Kiemenfurchen. Embryonen dieses Stadiums lassen sich folgendermaßen näher charakterisieren. Die primären Augenblasen sind an ihrer Wurzel etwas eingeschnürt; die Ektodermplatte, aus der das Gehörbläschen wird und die ich daher als Gehörplatte bezeichnen will, ist an ihrem dorsalen Rand ziemlich gut, an ihrem ventralen weniger gut gegen das übrige Ektoderm abgegrenzt; sie zeigt die allererste Spur einer Einsenkung. Die endotheliale Anlage des Herzens enthält noch keine einheitliche Höhle. Die beiden Perikardialhöhlen sind vollständig von einander getrennt, die viscerele Lamelle des Perikards dicker als die parietale, jene aus mehr kubischen, diese aus platten Zellen gebildet, aber beide einschichtig. In der vorderen Rumpfhälfte zeigt sich die erste Anlage des Vornierenwulstes (Segmentalwulstes RÜCKERT's). Die Nerven- oder Ganglienleiste hört in einiger Entfernung vom Vorderende dieses Wulstes auf. Der Canalis neurentericus ist ungefähr von derselben Weite wie früher. Der erste Aortenbogen hat sich mit dem der Gegenseite hinter jener Stelle, an welcher die Chorda ventralwärts abbiegt (Chordakrücke RABL-RÜCKHARD's), zu einem ganz kleinen Sinus, dem späteren »Kopfsinus« RÜCKERT's, vereinigt. Gleich darauf trennen sich die Aorten wieder. Eine merkwürdige Eigenthümlichkeit zeigt die Hypochorda, beziehungsweise Hypochordaleiste. Sie beginnt als schmale, niedrige Erhebung der dorsalen Wand des Vorderdarmes unmittelbar hinter dem erwähnten Kopfsinus, so dass also dieser zwischen Chordakrücke und Vorderende der Hypochordaleiste zu liegen kommt, hört dann in der Höhe der Gehörplatte vollständig auf, um erst wieder in der Mitte des Hinterkopfes deutlich zu werden. Am Vorderende des Rumpfes löst sie sich rasch von ihrem Mutterboden los (Taf. X Fig. 3 *hy*) oder bleibt nur durch einen feinen Protoplasmafaden damit in Zusammenhang, um sich erst hinter dem Vornierenwulst wieder damit zu verbinden. In der Schwanzregion fehlt sie.

Bei der Beschreibung der Differenzirung des Mesoderms werde ich mich zunächst an das vorderste Rumpfssegment, also das sechste Gesamtsegment, halten; in den darauf folgenden Segmenten compliciren sich die Verhältnisse etwas in Folge der Ausbildung der Vorniere, und in den hinter dem Vornierenwulste gelegenen Segmenten steht das Mesoderm noch auf einer tieferen Stufe der Differenzirung.

Der Schnitt der Fig. 3 (Taf. X) geht also durch den ersten Urwirbel des Rumpfes. Untersucht man die vorhergehenden und

nächstfolgenden Schnitte der Serie, so überzeugt man sich, dass die ventrale Urwirbelgrenze an die mit *ug* bezeichnete Stelle zu verlegen ist. Vergleicht man diese Figur mit der Fig. 1, so sieht man, dass jetzt die ventrale Urwirbelgrenze relativ höher liegt als früher. Die Höhe des Urwirbels oder dessen dorsoventraler Durchmesser hat nur wenig zugenommen und auch die dorsale Kante (*uk*) reicht nur um ein Geringes weiter nach aufwärts; um so auffallender sind die geänderten Beziehungen der ventralen Urwirbelgrenze zur Seitenwand des Darmes. Während früher (Fig. 1) die ventrale Urwirbelgrenze tief unter die dorsale Grenze des Darmes reichte, liegt sie jetzt (Fig. 3) ungefähr in gleicher Höhe mit derselben. Der Grund davon ist wohl in erster Linie darin zu suchen, dass die dorsale Darmwand nach der Ablösung der Hypochorda sich sehr erheblich von der Chorda zurückgezogen hat; ein weiteres Moment, welches die Verschiebung der ventralen Urwirbelgrenze erklärt, ist die Dickenzunahme der Chorda, die vor Allem von der Ausbildung der großen Vacuolen in den Chordazellen abhängt.

Wie früher, besteht jeder Urwirbel aus zwei Lamellen, einer medialen und lateralen, welche sowohl dorsalwärts als auch vorn und hinten in einander umbiegen. Die laterale Lamelle stellt wie früher ein einschichtiges Cylinderepithel dar und zeigt keine weitere Differenzirung. Die mediale Lamelle dagegen bietet einige Besonderheiten. Verfolgen wir sie von der dorsalen Urwirbelkante (*uk*) nach abwärts, so sehen wir, dass sie zunächst, so weit sie sich dem Medullarrohr anschmiegt, die Charaktere der lateralen Lamelle aufweist. Von der oberen Chordagrenze angefangen jedoch haben die Zellen einen anderen Charakter angenommen, indem sie in ihrer nach innen gegen die Chorda gerichteten Hälfte feine, stark lichtbrechende, auf dem Querschnitte als glänzende Punkte erscheinende Fäden zur Ausbildung gebracht haben. Diese Fäden sind die ersten Muskelfibrillen und die Zellen selbst sind dadurch zu Muskelzellen geworden. Die mediale Lamelle des Urwirbels hat dabei den Charakter eines einschichtigen Cylinderepithels beibehalten und es stellen also die Muskelzellen oder Muskelfasern echte Muskelepithelien dar. Wir können, namentlich in Anbetracht der Entwicklung des Amphioxus, diejenige Seite der Zellen, welche der spaltförmigen Urwirbelhöhle zugewendet ist, als die freie, diejenige, welche der Chorda zusieht, als die basale Seite der Zellen bezeichnen. Die Muskelfibrillen sind also lediglich in der basalen Hälfte der Zellen gelegen. Ich bezeichne denjenigen Theil der medialen Lamelle des

Urwirbels, der die erwähnten Eigenthümlichkeiten zeigt, als Muskelplatte, bemerke aber, dass dieselbe, wie später noch ausgeführt werden soll, nur einem Theil der sogenannten Muskelplatte oder des Myotoms der Autoren entspricht. Diese Muskelplatte reicht nach abwärts nicht ganz bis zur Höhe der ventralen Chordafläche.

An Schnitten, welche nicht genau quer durch die Mitte eines Urwirbels geführt sind, sieht es aus, als ob die Muskelplatte mehrschichtig wäre, und dies mag wohl RÜCKERT und namentlich ZIEGLER veranlasst haben, anzunehmen, dass die Muskelfibrillen erst zur Ausbildung kommen, nachdem die mediale Wand des Urwirbels mehrschichtig geworden ist. Auch ist es allen bisherigen Forschern entgangen, dass die Muskelfibrillen ausschließlich an der basalen Seite der Zellen zur Ausbildung kommen.

Verfolgt man die mediale Lamelle des Urwirbels noch weiter nach abwärts, so kommt man zu einer ziemlich eng begrenzten, lateral von der Hypochorda und dem unteren Theile der Chorda gelegenen Stelle, die sich an dem abgebildeten Schnitte nur durch eine etwas dichtere Stellung der Kerne als etwas Besonderes zu erkennen giebt (*sk*). Die Häufigkeit von Theilungsfiguren weist auf ein ziemlich lebhaftes Wachsthum dieser Stelle hin. An Schnitten, welche durch weiter hinten gelegene Urwirbel gehen, sieht man fast konstant an der betreffenden Stelle eine kleine, medialwärts gerichtete Ausbuchtung, ein Divertikel der medialen Urwirbelwand, in das sich die Urwirbelhöhle hinein fortsetzt.

Die beiden Lamellen der Urwirbel, welche oben dicht an einander liegen, weichen nach unten etwas aus einander und umschließen hier eine ziemlich geräumige Höhle (*uk*). Die Seitenplatten berühren sich dorsalwärts, trennen sich aber bald, um die ventrale Leibeshöhle (*lh*) oder das bleibende Cölom (Splanchnocoel HATSCHKE's) zu umschließen.

Wenn man in den auf einander folgenden Segmenten die ventrale Urwirbelgrenze bestimmt, so überzeugt man sich sehr leicht, dass sie allmählich in dieselben Lagebeziehungen zur seitlichen Darmwand tritt, die wir in früheren Stadien kennen gelernt haben. Es ist dies schon im Bereiche des Vornierenwulstes bemerkbar und wird weiter hinten noch viel deutlicher.

Auf die Bildung der Vorniere und eben so auf die Entstehung der ersten Keimzellen werde ich später eingehen. Ich bemerke nur, dass das Stadium mit 26—27 Urwirbeln das jüngste ist, in welchem ich den Vornierenwulst sehen kann.

Das nächste Stadium betrifft einen Embryo mit 34—35 Urtwirbeln und drei scharf begrenzten inneren Kiemenfurchen. Zur näheren Charakterisierung führe ich Folgendes an. Die primäre Augenblase ist an ihrer Wurzel noch tiefer eingeschnürt als früher. Der erste Mesodermabschnitt des Vorderkopfes (erstes Kopfsomit von WILHE's) beginnt sich auszuhöhlen. Die Gehörplatte ist allseitig scharf begrenzt und zu einer mäßig tiefen Grube eingesenkt. Die endotheliale Anlage des Herzens umschließt von der Höhe der dritten Kiemenfurche an bis zum Dotterstiel eine einheitliche Höhle (Herzhöhle). Vorn und hinten ist das Endothelrohr gespalten, die hinteren Schenkel setzen sich in die beiden Venae omphalomesentericae (Subintestinalvenen der Autoren) fort. Die beiden Perikardialhöhlen sind fast in derselben Ausdehnung, in welcher das Endothelrohr des Herzens einfach ist, mit einander vereinigt. Das ventrale Mesocardium ist daher in der größten Ausdehnung geschwunden und nur mehr ganz vorn, an den durch die dritte Kiemenfurche gehenden Schnitten und ganz hinten, in geringer Entfernung vom Dotterstiel, nachweisbar. Das dorsale Mesocardium ist gut entwickelt, seine beiden Blätter liegen dicht an einander. Die Vorniere erstreckt sich über vier Segmente: es beginnt sich ein Vornierengang zu differenzieren. Die Nerven- oder Ganglienleiste reicht ungefähr bis zum 11. oder 12. Gesamtsegment (6. oder 7. Rumpfsegment). Der Kopfsinus, zu dem sich die beiden Aorten zwischen Chordakrücke und Vorderende der Hypochordaleiste vereinigen und in welchen von unten die beiden ersten Aortenbogen einmünden, bildet einen weiten Sack; sonst sind die beiden Aorten in der Kiemenregion von einander getrennt und vereinigen sich erst hinter derselben ventralwärts von der Hypochorda zu einem mächtigen, unpaaren Gefäß, das sich erst hinter der Mitte des Rumpfes wieder in zwei Schenkel spaltet. Indessen sind auch im Bereiche der vorderen Rumpfhälfte die beiden Aorten nicht überall mit einander verschmolzen, sondern es wechseln Stellen mit einfacher Aorta mit solchen mit doppelter ab; jedoch scheint es, dass die Verschmelzung der beiden Aorten nicht segmentweise erfolgt. Die Hypochordaleiste ist an ihrem vordersten, unmittelbar hinter dem Kopfsinus gelegenen Ende vom Darm abgelöst, sodann aber wieder mit der Darmwand verbunden; sie erstreckt sich als eine sehr niedrige, aber breite Erhebung durch den ganzen Hinterkopf und verbindet sich mit der Hypochorda des Rumpfes, die in größerer Ausdehnung als früher von der dorsalen Darmwand abgelöst ist.



Der abgebildete Schnitt (Fig. 4) geht wieder durch den ersten Rumpfurwirbel. Die dorsale Urwirbelkante (*uk*) liegt etwas höher, die ventrale Grenze (*ug*) fast in derselben Höhe wie früher. Der Urwirbel hat an Höhe gewonnen, sowie er auch an Länge und Dicke zugenommen hat. Er enthält außer der geräumigen Höhle in seiner unteren Hälfte auch noch einen kleinen Hohlraum an seinem oberen Ende. Dieser Hohlraum ist aber nicht konstant; ja er kann auf der einen Seite vorhanden sein, auf der anderen fehlen. An dem abgebildeten Schnitte ist er in der nicht gezeichneten Hälfte kleiner als in der gezeichneten. Ich kann aber doch nicht sagen, dass der Hohlraum ein Artefact sei; denn man kann ihn bei jeder, auch der schonendsten Behandlung antreffen. Jedenfalls besteht eine Disposition der beiden Lamellen des Urwirbels, hier aus einander zu weichen.

Die laterale Lamelle des Urwirbels zeigt dieselben Verhältnisse wie früher; ihre äußere, gegen das Ektoderm gerichtete Fläche ist häufig rauh und uneben, indem einzelne Zellen mit ihren basalen Enden etwas weiter vorragen als ihre Nachbarn. Nichtsdestoweniger bleibt der Charakter eines einschichtigen Cylinderepithels gewahrt. Die mediale Lamelle zeigt, wie früher, so weit sie sich dem Medullarrohr anlegt, die Charaktere der lateralen Lamelle. Darauf folgt in der Höhe der Chorda die Muskelplatte mit den in die basalen Enden der Zellen eingelagerten Muskelfibrillen, die an Zahl zugenommen und die Kerne mehr gegen die spaltförmige Urwirbelhöhle gedrängt haben. Diese Kerne zeigen ein eigenthümliches Verhalten, das schon in sehr frühen Stadien (vgl. Fig. 2) angedeutet war. Sie färben sich viel weniger intensiv als die Kerne der übrigen Mesodermzellen und enthalten ungefähr in ihrer Mitte ein stark lichtbrechendes Chromatinkorn. Es ist dies kein eigentliches Kernkörperchen, sondern der Querschnitt einer langgestreckten, von vorn nach hinten laufenden Chromatinmasse; ich werde später noch darauf zurückkommen. Verfolgen wir die mediale Lamelle des Urwirbels noch weiter nach abwärts, so kommen wir lateral- und zugleich ventralwärts von der Chorda zu einer kleinen Ausbuchtung (*dv*). Der Boden und die Wände dieses Divertikels sind der Sitz einer sehr lebhaften Zellvermehrung; die neugebildeten Zellen schieben sich zunächst zwischen Chorda und Muskelplatte vor (*sk*) und drängen dadurch diese von der Seitenfläche der Chorda, der sie bisher angelegen hatte, ab. An der abgebildeten Schnitthälfte sieht man drei bis vier solcher Elemente. Diese Zellen bilden die erste Anlage der

axialen Bidesubstanz oder des Sklerotoms. Es ist das die erste Bidesubstanz, die im Rumpf des Embryo erscheint. Von einer Beteiligung der Gefäßwände an ihrer Bildung kann gar keine Rede sein. An dem abgebildeten Schnitte sieht man, dass der Boden des Divertikels sich auch gegen die Hypochorda, also zwischen Aorta und Chorda, verschiebt.

Verfolgt man die mediale Lamelle des Urwirbels von diesem Divertikel an noch weiter nach abwärts, so sieht man, dass sie, bevor sie sich der Darmwand anlegt und in die viscerele Seitenplatte übergeht, die Seitenfläche der Aorta überzieht. An dem abgebildeten Schnitte sind die beiden Aorten von einander getrennt; zugleich ist die rechte weiter als die linke. Aber schon zwei Schnitte weiter vorn und eben so zwei Schnitte weiter hinten sind dieselben wieder mit einander verschmolzen; es wechseln eben, wie erwähnt, Stellen mit einfacher Aorta mit solchen mit doppelter in der Serie wiederholt ab. Die verschiedene Weite der beiden Aorten scheint ganz bedeutungslos zu sein; bald ist die rechte, bald die linke weiter. Nach hinten werden die Aorten enger und geben Bilder, wie sie früher (Fig. 3) weiter vorn zu sehen waren. In der Schwanzregion treten sie durch Anastomosen mit den Darmvenen in Verbindung. Die große Weite der Kopf- und Rumpfgefäße lässt es wahrscheinlich erscheinen, dass die Cirkulation bereits begonnen hat; jedoch kann ich am primitiven Ektokard (dem visceralen Perikard) noch keine Muskelfibrillen sehen. Am lebenden Embryo habe ich nicht darauf geachtet. Das Blut besteht bloß aus Blutplasma; Blutkörperchen sind innerhalb der Embryonalanlage noch nicht vorhanden.

Das nächste Segment, also das 7. Gesamtsegment, zeigt den Anfang des Vornierenwulstes, der sich, wie gesagt, durch vier Segmente erstreckt. Noch weiter hinten, in ziemlich beträchtlicher Entfernung vom distalen Vornierenende, jedenfalls nicht vor dem 15. Gesamtsegmente, sieht man im Mesoderm die Keimzellen. Diese sind übrigens auch schon viel früher, jedenfalls schon bei Embryonen mit 26 Urwirbeln und wahrscheinlich bei noch jüngeren, wahrzunehmen. Ich habe sie auf Taf. X Fig. 7 von einem Embryo mit 38—40 Urwirbeln gezeichnet. Die Keimzellen sind große, rundliche oder ovale Zellen, deren Protoplasma von groben gelben Dotterkörnchen reichlich durchsetzt ist. Sie enthalten einen rundlichen, sich nur schwach färbenden Kern mit einem stark lichtbrechenden, scharf kontourirten Kernkörperchen. Die Keimzellen liegen sowohl in der

medialen als lateralen Lamelle des Mesoderms. Es wurde bereits bemerkt, dass die ventrale Urwirbelgrenze, welche im vorderen Theil des Rumpfes ungefähr in der Höhe der dorsalen Darmwand liegt, nach hinten mehr und mehr an der seitlichen Darmwand herabrückt. Man kann sich nun überzeugen, dass ein Theil der Keimzellen noch im Bereiche der Urwirbel gelegen ist. Dies ist selbst noch bei Embryonen mit 38—40 Urwirbeln der Fall. Es hat auf diese Thatsache unlängst RÜCKERT die Aufmerksamkeit gelenkt.

Die Entstehung des axialen Bindegewebes oder des Sklerotoms hat schon BALFOUR im Wesen ganz richtig erkannt. Er giebt an, dass derjenige Theil der medialen Lamelle jedes Urwirbels, der unmittelbar unter der Muskelplatte (BALFOUR's »musele-band«) gelegen ist, zu proliferiren beginne und eine Anzahl von Zellen liefere, die alsogleich zwischen Muskel und Chorda hineinwachsen. Das kleine Divertikel, das die mediale Wand des Urwirbels an der betreffenden Stelle zeigt und das meiner Ansicht nach für die Auffassung des Processes von Wichtigkeit ist, hat BALFOUR nicht bemerkt. So richtig nun auch im Allgemeinen die von BALFOUR gegebene Beschreibung ist, so stehen doch die von ihm in der Monographie und dem Lehrbuch gegebenen Abbildungen damit in einem gewissen Gegensatz; denn diese zeigen das Sklerotom an zwei Stellen, nämlich dorsal- und ventralwärts von der Muskelplatte mit der medialen Lamelle des Urwirbels im Zusammenhang. Nachdem durch meine, in HERTWIG's Lehrbuch wiedergegebene Abbildung auf das Divertikel aufmerksam gemacht worden war, hat es auch ZIEGLER bei seiner, an BEARD's Präparaten angestellten Untersuchung über den Ursprung der »mesenchymatischen Gewebe« gefunden. Die Bemerkung, die er an die Mittheilung dieser Beobachtung knüpft, ist aber unrichtig; er sagt: »unterhalb derselben (sc. der kleinen Einkerbung) findet die Proliferation statt, welche zur Entstehung des neben Chorda und Medullarrohr vordringenden Bildungsgewebes („Sklerotom“) führt.« Ich verstehe nicht, wie ZIEGLER zu dieser Angabe kommt.

In dem Stadium, welches ich hier der Beschreibung zu Grunde gelegt habe, ist die Bildung des Sklerotoms nur auf eine verhältnismäßig geringe Zahl von Segmenten beschränkt. Sie erstreckt sich nicht über das 11. bis 12. Gesamtsegment (6. bis 7. Rumpfsegment) hinaus; von da an ist zwar ein Divertikel vorhanden, aber es haben sich noch keine Zellen zwischen Chorda und Muskelplatte vorgeschoben.

Der nächste Embryo, den ich der Beschreibung zu Grunde lege, hatte 45—46 Urwirbel und vier scharf begrenzte innere Kiemenfurchen. Die nähere Charakteristik ist folgende: Die Augenblase sitzt an einem tief eingeschnürten Stiel; ihre äußere, gegen das Ektoderm gerichtete Wand ist abgeflacht, das Ektoderm darüber aber kaum dicker als in der Umgebung. Die erste Kopfhöhle ist gut ausgebildet und steht durch einen hohlen Gang mit der der Gegenseite in Verbindung. Die Gehörgrube ist sehr tief, der Durchmesser ihrer Eingangsöffnung ungefähr von derselben Länge wie die größte Tiefe der Grube. Die Nasengrube ist eben als mäßig tiefe Einsenkung bemerkbar; das Epithel der Grube ist etwas dicker als das Epithel der Umgebung. Die Herzhöhle ist nach vorn bis zur zweiten Kiemenfurchen einfach; hier spaltet sich das Endothelrohr in die beiden Aorten, welche einen ventralen Zellenwulst des Vorderdarmes, der schon lange vorgebildet war, zwischen sich fassen. Die Zellen dieses Wulstes zeichnen sich durch ihren großen Gehalt an Dotterkörnern aus. Dieser Wulst ist die Anlage der Thyreoidea. Die Mitte des Herzschlauches besitzt kein Mesokard; es ist also hier auch das dorsale Mesokard geschwunden. Im Ektokard (visceralen Perikard) deutliche Muskelfibrillen. Die beiden Aorten sind im Rumpf nur an sehr wenigen Stellen durch eine mediane Scheidewand getrennt; im Übrigen sind sie bis nahe an die Stelle des künftigen After verschmolzen. Die Vorniere ist noch gut entwickelt. Die Nervenleiste reicht bis über die hintere Darmpforte. Die Hypochorda hat sich sowohl im Rumpf als im Kopf in größerer Ausdehnung vom Darm abgelöst; im Rumpf bis etwas hinter die Stelle, bis zu der die Aorten verschmolzen sind. Der Ösophagus ist solid. Das Ektoderm zeigt von der vierten Kiemenfurchen an bis in die Nähe der vorderen Darmpforte an den Seiten des Körpers eine Verdickung; diese verdickte Ektodermplatte, deren Bedeutung wir noch später kennen lernen werden, reicht dorsalwärts ungefähr bis in die Höhe der unteren Chordafäche, ventralwärts nicht ganz bis zur unteren Fläche des Kiemendarmes und Ösophagus.

Der abgebildete Schnitt (Fig. 5 Taf. X) zeigt uns vor Allem, dass die dorsale Kante des Urwirbels (*uk*) weiter nach aufwärts reicht als früher. Sie hat das aus der Ganglienleiste hervorwachsende Spinalganglion (*sg*) erreicht und beginnt sich an dessen lateraler Seite emporzuschieben. Das Spinalganglion selbst liegt dabei der Seitenfläche des Medullarrohres dicht an. Ferner können wir uns durch Untersuchung der nächst vorderen und hinteren Schnitte

überzeugen, dass die ventrale Urwirbelgrenze (*ug*) sich noch weiter nach aufwärts verschoben hat, so dass der Urwirbel in gar keiner Beziehung mehr zur seitlichen Darmwand steht. Die ventrale Urwirbelgrenze fällt in der vorderen Hälfte des Rumpfes zu dieser Zeit ziemlich genau mit der unteren Fläche der Aorta zusammen. Wir dürfen daher auch denjenigen Theil der Leibeshöhle, welcher nach abwärts von der mit *ug* bezeichneten Stelle zwischen den beiden Mesoderm-lamellen eingeschlossen ist, nicht mehr der Urwirbelhöhle zurechnen. Man sieht daraus zugleich, wie innig Urwirbelhöhle und ventrales Cölom zusammenhängen. Eigenthümlich bleibt aber dabei, dass die Seitenplatten auch jetzt noch eine allerdings kurze Strecke dicht an einander liegen und erst weiter unten aus einander weichen. Es ist dies übrigens nicht überall der Fall; in einem großen Theile der hinteren Rumpfhälfte stehen die Seitenplatten mit einander nicht mehr in Kontakt.

Der Querschnitt ist auch noch in anderer Hinsicht lehrreich. So sehen wir, dass die Muskelplatte in dorsoventraler Richtung an Ausdehnung gewonnen hat. Während sie früher kaum bis zur Höhe der oberen Chordafläche reichte, ragt sie jetzt noch ein wenig darüber hinaus. Ventralwärts reicht sie dagegen nicht weiter wie früher. Die Einschichtigkeit des Muskelepithels, sowie die typische Lagerung der Kerne in den freien und der Muskelfibrillen in den basalen Enden der Zellen sind eben so scharf zu sehen wie in den vorhergehenden Stadien. Die scharfe Grenze, welche die Muskelplatte von der lateralen Lamelle des Urwirbels scheidet, lässt sich nach abwärts bis zu dem noch erhalten gebliebenen Rest der Urwirbelhöhle verfolgen. Das Sklerotom (*sk*) ist zu einer ziemlich mächtigen Platte geworden, die sich zwischen Chorda und Muskelplatte einschiebt und, nach oben dünn auslaufend, an der Seite des Medullarrohres in die Höhe dringt. Zwischen Chorda und Muskelplatte ist sie im Allgemeinen zwei Zellen dick, nach oben läuft sie in eine einfache Schicht aus und nach unten, gegen den Ort ihres ersten Entstehens, wird sie am mächtigsten. Von hier schiebt sich auch ein kleiner Fortsatz zwischen Chorda und Aorta, in der Richtung gegen die Hypochorda, vor. Ein Divertikel ist in diesem Stadium meistens nicht mehr wahrzunehmen. Die scharfe Grenze, welche das Sklerotom von der Muskelplatte scheidet, reicht nicht bis zur Urwirbelhöhle herab, sondern hört in geringer Entfernung davon ganz plötzlich auf. Die mediale Lamelle des Urwirbels überzieht sodann noch die seitliche und zugleich nach abwärts gewendete

Fläche der Aorta, um sich von hier in die viscerele Seitenplatte fortzusetzen.

An der ventralen Fläche der Aorta begegnen sich die beiderseitigen visceralen Seitenplatten und bilden, indem sie sich dicht an einander legen und zur dorsalen Darmwand ziehen, ein dorsales Mesenterium (*me*). Es ist interessant, die Prozesse zu verfolgen, welche die dorsale Darmwand allmählich von der Chorda abdrängen. Zuerst bildet sich die Hypochorda und dadurch wird der Kontakt zwischen Darm und Chorda aufgehoben (Fig. 3); dann schieben sich die beiden Aorten zwischen Hypochorda und Darm und vereinigen sich mit einander (Fig. 4); endlich begegnen sich die beiderseitigen visceralen Seitenplatten unterhalb der Aorta und bilden ein dorsales Mesenterium (Fig. 5).

Von den Seitenplatten ist wenig zu berichten. Die viscerele Lamelle ist in der vorderen Hälfte des Rumpfes um eine Spur dicker als die parietale; am dicksten ist sie dort, wo sie mit der der Gegenseite zur Bildung des Mesenteriums zusammenstößt. Übrigens ist in diesem Stadium ein Mesenterium nur in dem vordersten Abschnitt des Rumpfes entwickelt; es reicht nach hinten bis etwa zum distalen Vornierenende. Hinter dieser Stelle sind die Verhältnisse denen ähnlich, welche wir in früheren Stadien auch am Vorderende des Rumpfes angetroffen haben. Wie früher, kann man auch jetzt in einiger Entfernung vom distalen Ende des Vornierenwulstes in den beiden Lamellen des Mesoderms die Keimzellen wahrnehmen (Fig. 8 Taf. X). Ihre Beziehungen zu den Urwirbeln und Seitenplatten sind noch im Wesentlichen die gleichen geblieben.

Der nächste Embryo hatte ungefähr 56 Urwirbel. Die fünfte innere Kiemenfurche war gut ausgebildet und scharf begrenzt, die zweite durchgebrochen, die erste und dritte im Durchbruch begriffen. Das dorsale, unmittelbar unter dem Gehörbläschen gelegene Ende der zweiten Kiemenspalte bildete eine sehr weite Öffnung. Bei Embryonen dieses Alters ist die Augenblase bereits zu einem doppelwandigen Becher eingestülpt; die Linsenanlage, die sich zuerst bei Embryonen mit 48—50 Urwirbeln als ziemlich scharf umschriebene verdickte Ektodermplatte (Linsenplatte) bemerkbar macht, stellt in diesem Stadium eine sehr dickwandige Grube mit verhältnismäßig kleiner Höhle dar. Das Gehörbläschen steht nur mehr durch einen engen, mit hohem Cylinderepithel bekleideten Gang mit der Oberfläche in Verbindung. Die Nasengrube ist nach vorn zu erheblich vertieft. Das Herz stellt einen S-förmig gebogenen Schlauch dar,

der in großer Ausdehnung kein Mesokard mehr besitzt. Die Mundöffnung ist eben durchgebrochen und bildet einen sagittalen Spalt. Der Rest der Rachenhaut springt als kleine Falte von der dorsalen Wand der Mundhöhle vor und scheidet zwei kleine Gruben von einander; die vordere, tiefere, stellt die Hypophysentasche, die hintere, seichtere, die SEESSEL'sche Nebentasche vor. Erstere ist vom Ektoderm, letztere vom Entoderm bekleidet. Der Ösophagus ist, wie früher, solid. Unmittelbar vor der vorderen Darmpforte macht sich die erste Anlage der Leber bemerkbar. Die Vorniere hat das Höhestadium ihrer Ausbildung längst überschritten und ist in Rückbildung begriffen. Die Nervenleiste reicht bis in die Schwanzregion. Die Hypochorda ist überall von ihrem Mutterboden losgelöst; die beiden Aorten haben sich bis in den Schwanz mit einander vereinigt. Die früher erwähnte Ektodermverdickung an den Seiten des vorderen Rumpfes ist noch schärfer gegen die Umgebung abgegrenzt und ihre Zellen sind noch mehr in die Höhe gewachsen.

Der abgebildete Schnitt (Fig. 6 Taf. X) geht durch das vordere Ende des Rumpfes, etwas hinter der Leberanlage. Obwohl das Mesoderm im Allgemeinen dieselben Verhältnisse bietet wie früher, zeigen sich doch im Einzelnen einige Veränderungen, die von Wichtigkeit sind. Vor Allem fällt es auf, dass die dorsale Urwirbelkante (*uk*) bedeutend weiter nach aufwärts reicht als früher. Während sie noch bei Embryonen mit 46 Urwirbeln kaum bis zur halben Höhe des Medullarrohres reichte, erstreckt sie sich jetzt etwa bis zur Grenze zwischen mittlerem und dorsalem Drittel desselben. Die ventrale Urwirbelgrenze (*ug*) liegt noch ein klein wenig höher als früher. Die Muskelplatte, die an Dicke nicht unbeträchtlich zugenommen hat, dabei aber einschichtig geblieben ist, zeigt die einseitige Lagerung der Muskelfibrillen in ungemein klarer und unzweideutiger Weise; die Muskelkerne erscheinen ganz nach der freien, gegen die laterale Urwirbellamelle gerichteten Seite der Zellen verdrängt. Das Sklerotom hat an Mächtigkeit bedeutend gewonnen; es ist zwischen Chorda und Muskelplatte ungefähr drei Zellen dick, erstreckt sich nach aufwärts an der Seite des Medullarrohres ziemlich weit in die Höhe und nimmt nach abwärts gegen den Ort seines ersten Entstehens an Dicke noch erheblich zu. Von hier aus dringen Zellen gegen die Hypochorda vor, welche das Bestreben zeigen, sich mit denen der Gegenseite zu vereinigen und die Chorda ventralwärts zu umwachsen. An dieser Stelle, also in dem Winkel zwischen unterer Chordafäche und Aorta, ist aber das Sklerotom schon jetzt lockerer gewebt, als in

den übrigen Partien. Von den Grenzlinien zwischen lateraler Urwirbellamelle und Muskelplatte, sowie zwischen dieser und Sklerotom gilt dasselbe wie früher.

Da wir die ventrale Urwirbelgrenze an die mit *ug* bezeichnete Stelle zu verlegen haben, so geht daraus hervor, dass die Leibeshöhle (*lh*) in jeden Urwirbel ein kleines Divertikel sendet, welches eigentlich einen Rest der ursprünglich sehr weiten Urwirbelhöhle darstellt.

Die beiden Seitenplatten zeigen zunächst in so fern eine Veränderung, als sie überall auf große Entfernung aus einander gewichen sind, so dass die Leibeshöhle an Ausdehnung sehr bedeutend gewonnen hat. Das dorsale Mesenterium (*me*), zu welchem die beiden visceralen Platten an der ventralen Fläche der Aorta zusammentreten, ist beträchtlich länger geworden und zeigt auch in so fern eine weitere Ausbildung, als es sich jetzt schon durch den ganzen Rumpf erstreckt. Auch sonst machen sich an den Seitenplatten noch einige wichtige Eigenthümlichkeiten bemerkbar, die indessen erst bei der Beschreibung des nächsten Stadiums in Betracht gezogen werden sollen.

Von anderen Veränderungen, welche sich an dem abgebildeten Schnitte im Vergleich mit früheren Stadien zu erkennen geben, hebe ich nur eine hervor; sie betrifft die Chorda. Während in den Stadien, denen die Fig. 1—4 entnommen sind, die Kerne der Chordazellen in der Mitte gelegen waren, beginnen sie schon bei Embryonen mit 45—46 Urwirbeln die Mitte zu verlassen und nach der Peripherie zu rücken. Diese Verschiebung der Chordakerne hat bei Embryonen mit 56—58 Urwirbeln noch weitere Fortschritte gemacht (Fig. 6). Es wurde schon von BALFOUR auf diese Thatsache hingewiesen.

---

Nachträgliche Bemerkung. Nachdem der erste Theil dieser Abhandlung längst abgeschlossen und dem Druck übergeben war, sind einige, für die Frage nach der Gastrulation und Mesodermbildung der Amnioten wichtige Arbeiten erschienen. Ich erwähne nur BONNET's »Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer« und KEIBEL's Untersuchungen »zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern« (beide im Arch. für Anat. und Physiol. 1889); so hoch ich diese Arbeiten auch anschlage, so haben sie doch an meiner Auffassung der Gastrulation und Mesodermbildung nichts geändert. Ferner



möge hier noch nachträglich einer Abhandlung Erwähnung gethan sein, die mir früher leider entgangen war; es ist dies DUVAL's vor-  
treffliche Untersuchung »de la formation du blastoderme dans l'oeuf  
d'oiseau« (Ann. d. scienc. nat. 1884). Was ich früher bei Bespre-  
chung einer anderen Arbeit DUVAL's über dessen Abbildungen gesagt  
habe, kann für diese Arbeit in keiner Weise gelten; eben so wenig  
auch für die Zeichnungen in seinem neuen prachtvollen »Atlas d'em-  
bryologie«. Einige der in jener Abhandlung mitgetheilten Beob-  
achtungen scheinen meinen Erörterungen zu widersprechen; so z. B.  
die Angabe, dass beim Huhn die erste Furche, wie KÖLLIKER ver-  
muthete, in der hinteren Hälfte der Keimscheibe auftrete. Die mei-  
sten Angaben jedoch können, wie ich glaube, leicht mit meinen  
Auseinandersetzungen in Einklang gebracht werden.

## Tafelerklärung.

### Tafel VII.

- Fig. 1—3. Schnitte durch die Embryonalanlage einer Keimscheibe von *Pristiurus melanostomus* aus dem Stadium *B* BALFOUR's. Fig. 1. Quer-  
schnittshälfte aus der hinteren Hälfte der Embryonalanlage. Fig. 2.  
Aus der Mitte. Fig. 3. Aus der vorderen Hälfte. Vergrößerung 180.  
*ect* Ektoderm; *mes* Mesoderm; *ent* Entoderm (Darmtentoderm); *chp*  
Chordaplatte oder Chordaentoderm; *pm* Ursprungsstelle des peristo-  
malen Mesoderms; *gm* Ursprungsstelle des gastraln Mesoderms; *ur*  
Urmundrand (Keimscheibenrand); *rw* Rückenwülste; *r* Rückenrinne;  
*me* Merocytenkerne (RÜCKERT) oder Dotterzellkerne; *Do* Dotter;  
in Fig. 3 ist das gastrale Mesoderm (*mes*) vom peristomalen (*mes'*) ge-  
trennt.
- Fig. 4. Schnitt durch die Keimscheibe von *Pristiurus* aus dem Stadium *C*  
BALFOUR's. Vergr. 180. *ect* embryonales Ektoderm; *ect'* außerem-  
bryonales Ektoderm; *ent* embryonales Entoderm; *ent'* außerem-  
bryonales Entoderm; *ih* Urdarmhöhle; *chr* Chordarinne; die übrigen Be-  
zeichnungen wie früher.
- Fig. 5. Schnitt durch die Mitte einer Embryonalanlage mit ungefähr acht  
Urwirbeln. Vergr. 180. *mw* Medullarwülste; *mr* Medullarrinne; *ch*  
Chorda; *uw* Urwirbel; *uh* Urwirbelhöhle; *sp* Seitenplatten; die übr-  
igen Bezeichnungen wie früher.

### Tafel VIII.

- Fig. 1—6. Schnitte durch eine Hühnerkeimscheibe vom Ende des ersten Tages.  
Vergr. 220. Fig. 1. Mitte des Kopffortsatzes. Fig. 2. Hintere Hälfte

des Kopffortsatzes. Fig. 3. Vorderstes Ende des Primitivstreifens. Fig. 4. Grenze zwischen erstem und zweitem Drittel des Primitivstreifens. Fig. 5. Hintere Hälfte des Primitivstreifens. Fig. 6. Hinter dem Primitivstreifen. *ect* Ektoderm; *mes* Mesoderm; *ent* Entoderm; *kf* Kopffortsatz; *pio* Primitivwülste; *pr* Primitivrinne.

- Fig. 7. Schnitt durch dieselbe Gegend wie Fig. 2. Vergr. 108. *ect* embryonales Ektoderm; *ect'* außerembryonales Ektoderm; *fm* freie Mesodermgrenze; *Dz* Dotterzellen (Dotterentoderm).  
 Fig. 8. Schnitt durch die Mitte des Kopffortsatzes einer etwas älteren Hühnerkeimscheibe. Vergr. 220. Bezeichnungen wie früher.  
 Fig. 9. Schnitt durch eine Taubenkeimscheibe mit zwei Urwirbeln, in der Gegend des zweiten Urwirbels. Vergr. 220. *ch* Chorda. Sonst wie früher.  
 Fig. 10. Schnitt durch die Mitte des Primitivstreifens einer Taubenkeimscheibe mit drei Urwirbeln. Vergr. 108. *bz* Blutinseln. Sonst wie früher.

## Tafel IX.

- Fig. 1. Schnitt durch die Area embryonalis einer 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeimscheibe. Der Schnitt ist ungefähr durch die hintere Grenze des HENSEN'schen Knotens gelegt.  
 Fig. 2—4. Schnitte durch eine eben so alte, aber größere Area. Fig. 2. Hintere Hälfte des Kopffortsatzes. Fig. 3. Mitte des HENSEN'schen Knotens. Fig. 4. Vordere Hälfte des Primitivstreifens.  
 Fig. 5—9. Schnitte durch eine Keimscheibe des Kaninchens mit fünf Urwirbeln. Fig. 5 bei 180facher, Fig. 6—9 bei 227facher Vergrößerung. Fig. 5. Durch das Vorderende des Kopffortsatzes. Fig. 6. Zwischen Urwirbelregion und vorderem Ende des Kopffortsatzes. Fig. 7. Durch die Mitte des Kopffortsatzes. Fig. 8. Durch den HENSEN'schen Knoten. Fig. 9. Durch den Primitivstreifen. *chp* Chordaplatte; *mp* Medullarplatten; *ect* Ektodermwulst; *c* Leibeshöhle; *gf* Gefäße; *mes* Mesoderm; *ent* Entoderm.  
 Fig. 10—13. Schnitte durch einen Kaninchenembryo mit zehn Urwirbeln. Vergr. 180. Fig. 10. Durch den Primitivstreifen. Fig. 11. Vor demselben. Fig. 12. Hinter der Urwirbelregion. Fig. 13. Durch den sechsten Urwirbel. *ao* Aorten; *mr* Medullarrinne. *af* Amnionfalte; *ch* Spaltraum unter der Chordaplatte.  
 Fig. 14. Medianer Sagittalschnitt durch das hintere Körperende eines Kaninchenembryo mit 13 Urwirbeln. Vergr. 180. *chp* Chordaplatte; *mr* Medullarrinne; *ent* Entoderm; *hd* Hinterdarm; *Pr* Primitivstreifen; *Am* Aftermembran MIHALKOVICS'; *af* Amnionfalte; *Al* Allantoiswulst; *gf* Gefäße.

## Tafel X.

- Fig. 1. Schnitt durch den vierten Urwirbel eines Embryo von *Pristiurus* mit 14 Urwirbeln. *uh* Urwirbelhöhle; *uh* dorsale Urwirbelkante; *ug* untere Urwirbelgrenze; *sp* Seitenplatten.  
 Fig. 2. Schnitt durch den dritten Urwirbel eines Embryo von *Pristiurus* mit 17 Urwirbeln. *hy* Hypochordaleiste; übrige Bezeichnung wie früher.

- Fig. 3. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines *Pristiurusembryo* mit 26—27 Urwirbeln. *hy* Hypochorda; *ao* Aorta; *sk* Stelle, aus der später das Sklerotom hervorsprosst; *lh* ventrale (bleibende) Leibeshöhle; *gl* erste Spur der Ganglienleiste; sonst wie früher.
- Fig. 4. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines *Pristiurusembryo* mit 34—35 Urwirbeln. *mp* Muskelplatte; *sk* Sklerotom; *dv* Sklerotomdivertikel; sonst wie früher.
- Fig. 5. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines *Pristiurusembryo* mit 45—46 Urwirbeln. *sg* Anlage eines Spinalganglions; *ps* und *vs* parietale und viscerale Seitenplatte; *me* Mesenterium; sonst wie früher.
- Fig. 6. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines *Pristiurusembryo* mit ungefähr 56 Urwirbeln. *sv* Subintestinalvene; sonst wie früher.
- Fig. 7. Schnitt durch die hintere Rumpfhälfte eines *Pristiurusembryo* mit 38—40 Urwirbeln. *Kz* Keimzellen; *sv* Subintestinalvene.
- Fig. 8. Schnitt durch die hintere Rumpfhälfte eines *Pristiurusembryo* mit 45—46 Urwirbeln.
- Fig. 9. Aus einer Serie durch einen Embryo mit 66—68 Urwirbeln. *me* Mesenterium; \* Proliferationsstelle der visceralen Seitenplatte; *sv* Subintestinalvene; *ugg* Urnierengang.
- Fig. 10. Aus derselben Serie wie Fig. 9, aber weiter hinten.
- Fig. 11. Schnitt durch einen Embryo mit 74—76 Urwirbeln in der Höhe des Ösophagus (*oe*). *cv* hintere Kardinalvenen; *ve* Ektodermverdickung.
- Fig. 12. Schnitt durch einen weiter entwickelten *Pristiurusembryo* vor der Kloake. *he* Ektodermfalte; übrige Bezeichnung wie früher.
- Vergrößerung der Figuren 1—10 230fach, der Figuren 11 und 12 180fach.

(Fortsetzung folgt.)

# Die Homologien innerhalb des Echinodermenstammes.

Von

**Dr. Richard Semon**

in Jena.

---

»Kein Zweig der vergleichenden Anatomie ist so reich an eigenthümlichen Verhältnissen des Baues wie die Anatomie der Echinodermen, keiner ist auch mit größeren Schwierigkeiten verbunden.«

Dieser Satz, mit welchem vor 45 Jahren JOHANNES MÜLLER seine grundlegenden Studien: »Über den Bau der Echinodermen« einleitete, hat mit dem Fortschreiten unserer Einzelkenntnisse in der Anatomie der Echinodermen nichts von seiner Gültigkeit eingebüßt. Die Schwierigkeiten einer vergleichenden Betrachtung scheinen sich sogar gesteigert zu haben, je mehr man in die genaueren Verhältnisse des Baues und der Entwicklung unserer Thiere eindrang. Dieser Umstand darf als Beweis dafür gelten, dass die Schwierigkeiten durchaus nicht ausschließlich auf die Mangelhaftigkeit unserer anatomischen Kenntnisse zurückzuführen sind, obwohl nicht geleugnet werden darf, dass dieser Faktor viel dazu beigetragen hat und noch beiträgt, sogleich Hindernisse auftreten zu lassen, sobald man versucht, die Vergleichen auf breiterer Basis und zugleich mehr in die Tiefe dringend anzustellen.

Es müssen vielmehr hier in erster Linie innere Schwierigkeiten, solche, die in den Problemen selbst liegen, in Frage kommen, und meiner Ansicht nach ist es gar nicht schwer, das Wesen dieser Hindernisse zu erkennen.

Vergleicht man den Körperbau zweier verschiedener Echinodermenklassen, so ist es zu allernächst eine ganz überraschende Ähnlichkeit im Gesamtbau und in den einzelnen Theilen, die uns

entgegentritt. Man braucht gar nicht Naturforscher zu sein, um bei Betrachtung eines schön ausgebreiteten Echiniden-, Asteriden-, Ophiuriden- und Crinoideenskelets zur Vergleichung gereizt zu werden.

Was auf der Hand liegt, was auf den ersten Blick einleuchtet, was sich ungekünstelt zu ergeben scheint, das pflegt in der vergleichenden Anatomie auch in sehr vielen Fällen das Richtige zu sein. Doch hat diese Regel zahlreiche Ausnahmen, und wenn die Augenfälligkeit einer Formentübereinstimmung zunächst einige Wahrscheinlichkeit für die Auffassung in die Wagschale legt, dass innigere, genetische Beziehungen, dass eine wahre Homologie vorhanden ist, so kann der Beweis dafür natürlich nur durch eine schärfere Durchführung der Vergleichung erbracht werden.

Nun liegt die Sache bei den Echinodermen folgendermaßen:

Eine genauere Untersuchung des inneren Baues dieser Thiere zeigt, dass eine Reihe von Organsystemen in den verschiedenen Klassen eine derartige durchgehende Übereinstimmung in der Entstehung und im fertigen Aufbau zeigt, dass an einer vollen Gleichwerthigkeit, einer speciellen und zwar kompletten Homologie nicht gezweifelt werden kann.

Die Thatsache, dass das Darmsystem, die Leibeshöhle, das Wassergefäßsystem und das Nervensystem in den verschiedenen Echinodermenklassen in ihren Grundzügen völlig homologe Bildungen darstellt, hat nun ziemlich allgemein die Forscher zu dem meiner Ansicht nach unberechtigten Sprung verleitet, eine derartige specielle Homologie auch in den übrigen Organsystemen, ganz generell überall da voranzusetzen, wo eine mehr oder weniger entfernte Ähnlichkeit hervortritt.

Diese Voraussetzung ist an und für sich eine ganz natürliche und auch eine berechtigte, wenn man sich weitere Prüfung vorbehält. Die weitere Prüfung ergiebt aber, dass bei der Vergleichung anderer Organsysteme beinahe unübersteigbare Hindernisse auftreten, Hindernisse, die wenigstens nur so aus dem Wege zu räumen sind, dass man den Thatsachen Gewalt anthut, Einzelmomente in willkürlicher Weise aufbauscht, Typisches und Atypisches vermengt, dasselbe, auf welches man in einem Falle großen Werth legte, im anderen Falle als unwesentlich ignoriert.

Ein wie weiter Spielraum sich bei solchen Vergleichen bietet, die deshalb, weil sie nicht eigentlich innerlich begründet sind, auch keinen festen Anhaltspunkt bieten, zeigt der Umstand, dass der Kalkring der Holothurien nach einander mit den Zähnen

der Seeigel, den Kiefern, den Epiphysen der Kiefer und den Rotulae, endlich mit den Aurikeln verglichen worden ist.

Die Unmöglichkeit, die Ambulacralplatten der Seeigel und Seesterne direkt mit einander zu vergleichen, hat schon lange eingeleuchtet. Die naheliegende Homologie hat sich demnach als unrichtig erwiesen. Da man aber voraussetzt, es müsse doch irgendwo eine Homologie stecken, wendet man sich zu dem Fernliegenden. So kann es kommen, dass die Adambulacralplatten der Seesterne von den Einen mit den Ambulacralplatten der Seeigel, von den Anderen mit nicht viel besserem Rechte mit den Interambulacralplatten verglichen werden.

Eine Reihe ähnlicher Fälle, bei denen die Ähnlichkeit offenbar auf eine Analogie, nicht auf eine Homologie der Theile hinausläuft, werden im weiteren Gange dieser Arbeit noch ausführlich erörtert werden. Wieder in anderen Fällen ist eine homophyletische Entstehung gewisser Theile nicht zu verkennen. Die gemeinsame Uranlage war aber noch eine sehr indifferente und die speciellere Differenzirung ist in jeder Klasse selbständig für sich aufgetreten, so dass von einer speciellen Homologie nicht die Rede sein kann, höchstens von einer allgemeinen. Beispiele hierfür liefert ein Theil des Wassergefäß- und Nervensystems der Holothurien, die Muskulatur der verschiedenen Klassen, wahrscheinlich das sogenannte Dorsalorgan, vielleicht auch das Blutgefäßsystem.

Besondere Schwierigkeiten für das Verständnis bietet das letzt-erwähnte Verhältnis dann, wenn die Differenzirung aus der gemeinsamen Uranlage zwar selbständig, aber in einer durch ähnliche Bedingungen beeinflussten ähnlichen Weise stattgefunden hat, ein Fall, den wir auch bei anderen Thiergruppen, so an der Längsmuskulatur der Nematoden und Chaetognathen beobachten können.

Die Schwierigkeiten, die sich einer vergleichenden Betrachtung der Organisation der verschiedenen Echinodermenklassen entgegensetzen, beruhen demnach in erster Linie in dem Umstande, dass die beobachteten Ähnlichkeiten, die auf den ersten Blick als specielle Homologien imponiren, zwar zum Theil solche sind. Zum anderen Theil aber ist die Homologie nur eine allgemeine, die Ähnlichkeit nur oberflächlich, weil aus gemeinsamer indifferenter Anlage die Theile sich selbständig bald konvergierend, bald divergierend entwickelt haben. In einer dritten Reihe von Fällen haben wir es mit bloßen Analogien (Homoplasien, RAY LANKESTER) zu thun.

Die Erkenntnis dieses Verhältnisses lehrt uns das eigentliche Wesen

der Schwierigkeiten kennen, mit denen nach J. MÜLLER's Urtheil die vergleichende Anatomie der Echinodermen zu kämpfen hat. Es ist die Hauptschwierigkeit, die sich aller vergleichender Anatomie bietet, die Frage, ob specielle oder bloß allgemeine Homologie, oder ob drittens nur Analogie (Homoplasie) vorliegt. Aber diese Schwierigkeiten sind bei den Echinodermen gehäuft, weil alle drei Verhältnisse hier dichter neben einander liegen als anderswo, und auch aus dem historischen Grunde, weil die aprioristische Annahme, dass alle Ähnlichkeiten der verschiedenen Klassen specielle Homologien vorstellten, eine große Reihe von unhaltbaren, aber festgewurzelten Vorurtheilen großgezogen hat.

In einer früheren Arbeit<sup>1</sup> habe ich versucht, den Grund dafür anzugeben, wie es gekommen ist, dass uns bei den Echinodermen so zahlreiche Ähnlichkeiten entgegentreten, die doch ganz verschiedenen erklärt werden müssen. Es beruht dies meiner Ansicht nach auf einer frühzeitigen Divergenz der Klassen aus einer gemeinschaftlichen Stammgruppe, die in mancher Beziehung noch indifferent, doch allen Klassen eine Reihe von durchgreifenden Struktureigenthümlichkeiten mitgegeben hat. Aus der Mitgabe von schon stärker ausgeprägten Organisationseigenthümlichkeiten erklären sich die speciellen, aus der Mitgabe einer mehr indifferenten Mitgift die allgemeinen Homologien, die sich nicht ins Specielle verfolgen lassen. Aus dem Umstande endlich, dass zahlreiche Bildungen in den verschiedenen Klassen zwar ganz selbständig ihre eigenartige Form und Anordnung gewannen, sich aber in dem ähnlich weil radiär gebauten Körper verschiedener Klassen auch ihrerseits ähnlich, das heißt radiär anordneten, entstanden die Analogien (Homoplasien).

In der vorliegenden Arbeit habe ich nicht den Versuch unternommen, den Gesamtbau der Echinodermen nach den eben entwickelten Gesichtspunkten einer Prüfung zu unterwerfen. Blutgefäßsystem und das sogenannte Dorsalorgan habe ich sogar ganz von diesen Betrachtungen ausgeschlossen, weil für diese Organe unsere thatsächlichen Kenntnisse des Baues und der Zusammensetzung noch zu unreichende sind, die Angaben der Autoren einander zu sehr widersprechen. An diese schwierige, aber höchst interessante Aufgabe habe ich mich nicht herangewagt.

<sup>1</sup> R. SEMON, Die Entwicklung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jena'sche Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XXII. N. F. Bd. XV. Jena 1888.

Aber auch was die von mir behandelten Organsysteme, also Wassergefäßsystem, Nervensystem, Muskulatur und Skeletsystem anlangt, so erörtere ich nur einige, mich besonders interessirende Fragen. Eine Vollständigkeit ist in keiner Beziehung angestrebt worden.

### Wassergefäßsystem.

Das Wassergefäßsystem der Echinodermen, das im Aufbau jener Thiere den übrigen Organsystemen gegenüber eine ähnlich dominirende Stellung einnimmt, wie etwa das Gastrovascularsystem bei den Cölenteraten, das Skeletsystem bei den cranioten Wirbelthieren, zeigt beim Vergleiche der verschiedenen Klassen eine Reihe von sehr deutlich hervortretenden Übereinstimmungen, und lässt eine nähere Prüfung keinen Zweifel bestehen, dass es sich hier um specielle Homologien handelt. Hierher wären zu rechnen der Wassergefäßring, der den Schlund umgreift, der primäre Steinkanal und der primäre Rückenporus sämtlicher Echinodermenklassen. Ferner, wenn wir zunächst von der Klasse der Holothurien absehen, die fünf Ausstülpungen des Wassergefäßringes, die ich in der Larve als Primärtentakel bezeichnet habe, und welche im weiteren Laufe der Entwicklung den Ausgangspunkt bilden für die sogenannten Ambulacralgefäße.

Ein solcher Primärtentakel ist eigentlich ein zusammengesetztes Gebilde, denn er besteht nicht allein aus der blindsackförmigen Ausstülpung des Wassergefäßringes, sondern auch aus dem darüber liegenden Bindegewebe und der Haut, die durch jene Ausstülpung hervorgewölbt wird. Das ganze Gebilde wächst, indem sich die Spitze mehr und mehr vom Orte ihrer Entstehung, also aus der Nähe des Wassergefäßringes, entfernt, und zwischen Spitze, das heißt dem ursprünglichen Primärtentakel, und Wassergefäßring sich fort und fort neue, und zwar paarige Ausstülpungen des Wassergefäßrohres hervorbilden, die Haut vorwölben und als Füßchen imponiren.

Ein sehr wesentlicher Punkt in dieser Art des Wachstums ist, dass der terminale Tentakel (Primärtentakel der Larve) sich auf diese Weise mehr und mehr von der Schlundgegend entfernt.

Die Art der Entfernung kann aber in zwei Richtungen erfolgen. Stets treten uns die fünf Primärtentakel der Larve als etwas mehr oder weniger Selbständiges entgegen, das sich von dem übrigen Körper des Thieres, den man als Körperstamm bezeichnen kann, in



gewisser Weise absetzt. In den Gruppen der Crinoiden, Ophiuriden und Asteriden wird nun im weiteren Laufe der Entwicklung jene Selbständigkeit noch vermehrt. In dem Maße, als jeder der Primärtentakel wächst und neue Fiederchen entwickelt, wächst auch die ganze Peripharyngealgegend, das heißt die Gegend, die sich zwischen Schlund- und Wassergefäßring einerseits und der terminalen Tentakelspitze andererseits befindet. Diese Gegend wächst aber im Anschluss an die sich stärker entfaltenden Tentakel, gewinnt mit ihnen eine größere Selbständigkeit gegenüber dem dahinter gelegenen Körperabschnitt. So kommt es im Anschluss an das Wachsthum der Tentakel zur Herausbildung von fünf Vorwölbungen der peripharyngealen Leibesgegend, die wir als Tentakelträger anzusehen haben und als Arme bezeichnen, im Gegensatz zu der von jenen Einflüssen mehr unberührt gebliebenen aboralen Körpergegend, dem Körperstamm oder der Scheibe.

Bei allen drei Klassen sind in die fünf selbständiger gewordenen Abschnitte der peripharyngealen Körpergegend, die wir als Arme bezeichnen, Leibeshöhlenabschnitte mit aufgenommen worden. Bei den Asteriden sendet auch der Darm je eine blindsackförmige Ausstülpung in jeden Arm, bei Asteriden und Crinoideen sind die Geschlechtsorgane nicht auf die Scheibe oder den Kelch beschränkt, sondern erstrecken sich mit in die Arme.

Dem so eben dargestellten Entwicklungstypus, der in der selbständigen Ausbildung der den Primärtentakeln benachbarten Gegenden, ihrer Sonderung von einander und vom Körperstamm, ihrer Umbildung zu Tentakelträgern oder Armen gipfelt, stellen sich in gewisser Beziehung die Organisationsverhältnisse der Echiniden gegenüber. Auch hier wird zunächst die Peripharyngealgegend in den Wachsthumsbereich der Tentakel gezogen, aber es kommt zu keiner Sonderung eines Körperabschnittes, der als Tentakelträger dient, und eines hiervon getrennten Bezirkes. Der peripharyngeale Abschnitt mit den Tentakeln nimmt nämlich auf Kosten des auch bei den Echinidenlarven selbständiger ausgebildeten Körperstammes an Ausdehnung zu, er wächst, während jener klein bleibt, bis sich schließlich der tentakeltragende Abschnitt über die orale Hemisphäre hinaus, endlich bis zum Aboralpol hin erstreckt.

Bei manchen Echiniden werden die ursprünglich unpaar, in Fünffzahl auftretenden Primärtentakel oder Primärfüßchen im Laufe der Entwicklung rückgebildet, das heißt es schwindet die äußerlich als Füßchen imponirende Hervorwölbung des Wassergefäßes

mit seinem Hautüberzug. Der Wassergefäßraum selbst aber, also die Ausstülpung des Wassergefäßringes, bleibt erhalten, lässt neue paarige Hervorwölbungen vorsprossen, die wir als Fußchen bezeichnen, und gelangt bei fortschreitendem Wachsthum der Peripharyngealgegend immer weiter nach abwärts, bis endlich in die Gegend des Aboralpols hinab.

Ich war früher der Ansicht, dass das Primärfußchen, das in vielen Fällen bald unscheinbar wird und ganz schwindet, eine besondere Hervorstülpung gegen den Aboralpol zu entwickelte und aus dieser besonderen Hervorstülpung das Ambulacralwassergefäß würde. So verhält sich die Sache aber nicht, und ich bin Herrn Dr. HAACKE zu großem Danke verpflichtet, mich hierauf aufmerksam gemacht zu haben. Nur die Hervorwölbung der äußeren Haut, die uns als terminales Fußchen entgegentritt, bildet sich in manchen Fällen zurück. Die ihr zu Grunde liegende Wassergefäßausstülpung bleibt bestehen.

Ich habe mich also fehlerhaft oder mindestens inkorrekt ausgedrückt, wenn ich früher<sup>1</sup> die Körperwassergefäße der Echiniden als »aborale Fortsetzungen der Primärtentakel« bezeichnet habe. Es ist richtiger, sie als die gegen den Aboralpol gewachsenen Primärtentakel selbst anzusehen, wobei von geringem Belang ist, dass die zuerst bei der Larve als Primärfußchen auftretende Hervorwölbung äußerlich schwindet. Wenn ich aber früher die Körperwassergefäße der Echiniden als aborale Fortsetzungen der Primärtentakel angesehen habe, so ist mir doch niemals eingefallen, sie für ungleichwerthig den entsprechenden Gebilden der Crinoiden, Ophiuriden und Asteriden zu halten. Als Derivate der Primärtentakel, perradial gelegen wie diese, hielt ich sie vielmehr, stets eben so wie die sie begleitenden Nerven, für den Wassergefäßen der Asteriden, Ophiuriden und Crinoiden homologe Gebilde. Die Differenz, auf die ich damals den Hauptwerth legte, und die ich auch heute noch für wesentlich erachte, besteht in den erwähnten Klassen in der wechselnden Betheiligung des Körperstammes als Tentakelträger. Bei den drei armtragenden Klassen gewinnen die den fünf Primärtentakeln benachbarten Abschnitte der Peripharyngealgegend im Anschluss an erstere eine bedeutende Selbständigkeit; bei den Echiniden dagegen geschieht dies nicht. Der in der Larve angedeutete Gegensatz von Tentakelgegend und Körperstamm schwindet, der Stamm wird von dem Tentakelabschnitt überwuchert oder, was dasselbe ist, der Tentakelabschnitt geht in dem Körperstamm auf.

<sup>1</sup> l. c. pag. 90.

HAMANN<sup>1</sup> hat mich also in dieser Beziehung vollkommen missverstanden und Alles, was er in Bezug auf die Homologie der Wassergefäße und Nerven der Echiniden gegen mich auf pag. 372 (Separatabdruck pag. 148) seiner Arbeit vorbringt, auch was er auf der folgenden Seite über die cenogenetische Natur der Echiniden-pentactula äußert, beruht auf demselben Missverständnis und wird mithin gegenstandslos.

Dagegen habe ich mit möglichstem Nachdruck darauf hingewiesen, dass die Holothurien in dieser Beziehung eine besondere Stellung den vier anderen Klassen gegenüber einnehmen, und an dieser Ansicht muss ich nach wie vor festhalten. Man kann nämlich sagen: das Wassergefäßsystem der vier bisher behandelten Klassen besteht in seiner Grundlage aus Wassergefäßring, Steinkanal mit Porus und fünf Ausstülpungen des Wassergefäßringes nebst deren Derivaten. Das Wassergefäßsystem der Holothurien dagegen besteht in seiner Grundlage aus Wassergefäßring, Steinkanal mit Porus und nicht fünf, sondern zehn Ausstülpungen des Wassergefäßringes nebst deren Derivaten. Das ist ein Unterschied, über den man sich nicht leichthin wegsetzen darf, und der den Holothurien unter allen Umständen den vier anderen Klassen gegenüber eine Sonderstellung anweist, mag man nun von den zehn Ausstülpungen die fünf zuerst entstandenen oder die fünf etwas später angelegten mit den fünf Ausstülpungen der anderen Klassen im Speciellen homologisiren. Immer bleibt etwas übrig, wofür sich im Körper der anderen Klassen kein Äquivalent findet. Hierauf möchte ich den Schwerpunkt legen, und die Frage, welche von den zweimal fünf Ausstülpungen den Primärtentakeln der anderen Echinodermen gleichzusetzen seien, in zweite Linie stellen.

Fassen wir aber letztere Frage ins Auge, so habe ich<sup>2</sup> mich auf Grund einer Reihe von Erwägungen dahin entscheiden zu müssen geglaubt, dass die fünf zuerst auftretenden Ausstülpungen den fünf

<sup>1</sup> O. HAMANN, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XXIII. Heft 4. 1889.

<sup>2</sup> Der Erste, der die Tentakel der Holothurien mit den Armen der übrigen Klassen (und zwar der Crinoideen) verglich, war W. THOMSON (On a new palaeozoic group of Echinodermata. Edinburgh new philosophical Journal. Vol. 13. 1861. pag. 115). Ich bin Herrn P. H. CARPENTER, dessen Liebenswürdigkeit ich diesen, sowie eine Reihe anderer, sehr werthvoller Hinweise verdanke, für dieselben aufrichtig dankbar. Die THOMSON'sche Idee wurde dann zunächst von GÖTTE wieder aufgenommen.

Ausstülpungen der anderen Klassen speciell zu homologisiren seien. die fünf später auftretenden dagegen als Bildungen eigener Art, die nur den Holothuriern zukommen, aufzufassen sind. Bestimmend für diese Auffassung war für mich nicht in erster Linie die Zeit des Auftretens, als vielmehr die Lage der Ausstülpungen zum Steinkanal. Ich habe nämlich die Beobachtung gemacht, dass sich in gewissen Stadien der Synaptaentwicklung erkennen lässt, dass wenn wir wie bei den anderen Klassen durch die Lage des Steinkanals die Interradien bestimmen, die primären Ausstülpungen der Holothuriern perradiale, die sekundären dagegen interradiale Lagerung haben. Demnach würden die primären Ausstülpungen der Holothuriern, die die Grundlage zur Bildung der Tentakel abgeben, den Primärtentakeln beziehentlich Ambulacralgefäßen der übrigen Klassen entsprechen, die sekundären Ausstülpungen in ihrer interradialen Lage Bildungen sein, die den Holothuriern eigenthümlich sind.

Es wäre sehr wünschenswerth, dass die Lagerungsverhältnisse der Tentakel und der Körperwassergefäße zum Steinkanal bei den Holothuriern entwicklungsgeschichtlich und vergleichend anatomisch einer nochmaligen genauen Untersuchung unterzogen würden, da vor meinen Untersuchungen auf diese Frage nicht geachtet worden war, ich selbst aber daraufhin nur die Synapta entwicklungsgeschichtlich untersucht habe.

Ich habe gesagt, die vierte Sekundärausstülpung läge dem Abgange des Steinkanals vom Wassergefäßringe gegenüber, oder anders ausgedrückt, letzterer münde gegenüber dem Zwischenraum zwischen drittem und viertem Primärtentakel in den Ring ein. Folglich hätten die Primärtentakel radiale, die Sekundärtentakel interradiale (beziehentlich später adradiale) Lage.

BURY<sup>1</sup> (pag. 428) erhebt gegen diese Beobachtung einen gewissen Widerspruch, indem er angiebt, die Einmündungsstelle befinde sich dem vierten Sekundärtentakel nicht ganz genau gegenüber, sondern um ein Geringes seitlich verschoben. Ich leugne durchaus nicht, dass das vorkommt, und habe selbst neben Fällen von genau gegenüberständiger Einmündung solche beobachtet, wo leichte Verschiebungen nach rechts oder links stattgefunden hatten. Wie BURY richtig bemerkt, drückt meine Abbildung Taf. II Fig. 3 einen solchen Fall leichter Verschiebung aus.

---

<sup>1</sup> H. BURY, Studies in the Embryologie of Echinoderms. Quarterly Journ. micr. Sc. Vol. 29. Part 4. 1889.

Seine eigene Abbildung, Fig. 27, zeigt aber deutlich einen Fall, in dem die Abweichung eine geradezu minimale ist. Nehmen wir hinzu, dass die Abweichung sowohl nach der einen, als nach der anderen Seite hin erfolgen kann, und die Schwankung sich demnach um das Gegenteil des vierten Sekundärtentakels herum bewegt, so scheint mir seine Beobachtung viel eher eine Bestätigung meiner Auffassung als Einwurf gegen dieselbe zu sein. Jüngere Stadien habe ich deshalb nicht abgebildet, weil, ehe der Ring eine gewisse Größe erreicht hat, und die Ausstülpungen sich schärfer absetzen, überhaupt nicht ein deutliches Gegenteil zu erkennen ist. Jeder, der jüngere Stadien daraufhin ansieht, wird mir das zugeben. Hat man es doch innerhalb des engen Kreises nicht mit geometrisch scharfen Winkeln und lineären Kontouren, vielmehr mit organischen, weichen Bildungen und breiten, durch Zellenreihen dargestellten Strichen zu thun.

Ich bin weit entfernt, die sehr schwierige und nicht allein entwicklungsgeschichtlich zu lösende Frage für vollkommen beantwortet und sicher entschieden zu halten.

Ein volles Verständnis wird auch erst dann zu gewinnen sein, wenn wir über die Entstehung und Lage der später auftretenden Mundtentakel der Holothurien genauer unterrichtet sein werden<sup>1</sup>. Denn bekanntlich werden aus den ursprünglich in der Fünzfahl auftretenden Mundtentakeln (Primärtentakeln) der Holothurien später zehn oder mehr.

So viel aber scheint mir jetzt schon sicher zu sein, dass die Holothurien in diesem Fundamentalpunkt von allen übrigen Echinodermen abweichen, dass sie von Anfang an nicht ein sondern zwei in verschiedenen Radien gelegene Tentakelsysteme als Ausstülpungen des Wassergefäßringes entwickeln. Welches von diesen beiden Systemen dem einfachen System der übrigen Klassen speciell homolog ist, halte ich für eine sekundäre Frage, zu deren endgültiger Beantwortung

---

<sup>1</sup> Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass sich bei sämtlichen Holothurien, auch bei den fußigen, zweimal je fünf, zusammen also zehn Ausstülpungen des Wassergefäßringes bilden. Nur bei den Synaptiden erhalten sich diese zehn Kanäle, bei den übrigen Holothurien werden sie sekundär auf fünf reducirt, aus denen dann die Tentakel und Körperwassergefäße entspringen. Somit erhalten sich bei den Synaptiden auch in dieser Beziehung die ursprünglicheren Verhältnisse. Ein näheres Eingehen auf diese wichtigen Fragen ist so lange unmöglich, bis genauere Untersuchungen darüber vorliegen, wie sich die bleibenden Zustände bei den Synaptiden und den übrigen Holothurien aus dem gemeinsamen Pentactulastadium der Holothurienlarve hervorbilden.

noch weitere entwicklungsgeschichtliche (auch auf andere Holothurien ausgedehnte) und anatomische Feststellungen nothwendig sind.

Ich muss mich aber dagegen verwahren, wenn HAMANN mir unterlegt, dass ich bei Entscheidung der Frage nach der Homologie auf »den Zeitpunkt allein« Gewicht legte, in dem sich das Organ anlegt. An nicht weniger als drei verschiedenen Stellen (pag. 22 und 23, pag. 65, pag. 89) meiner citirten Arbeit spreche ich ausführlich über diesen Punkt und hebe jedes Mal ausdrücklich hervor, dass ich auf die Lagebeziehungen für die Entscheidung der Homologie weit höheres Gewicht lege als auf den Zeitpunkt des entwicklungsgeschichtlichen Auftretens.

HAMANN<sup>1</sup> stellt übrigens meine ganze Beweisführung auf den Kopf, wenn er sagt, um zu zeigen, dass die Körperwassergefäße der Holothurien adradial, nicht radial liegen, würden von mir die primären Ausstülpungen der Hydrocoelröhre den Primärtentakeln der übrigen gleichgestellt. Ich habe gerade umgekehrt argumentirt. Weil die Primärtentakel der Holothurien meiner Ansicht nach perradial liegen, die Körperwassergefäße adradial, sind die ersteren, nicht die letzteren, den perradial gelegenen Wassergefäßen der übrigen Klassen komplet homolog. Unverständlich ist es, dass er gegen mich einwendet, ich homologisire »die primären Ausstülpungen der Hydrocoelröhre, welche nicht zu den Wassergefäßen werden, den Primärtentakeln der übrigen, welche zu solchen werden«.

Natürlich werden auch die Primärausstülpungen der Holothurien zu Wassergefäßen, nämlich zu Tentakelwassergefäßen. Dass von vielen Zoologen die Körperwassergefäße häufig schlechthin als Wassergefäße bezeichnet werden, ist nichts als eine konventionelle Ungenauigkeit des Ausdruckes und für die vergleichend anatomische Beurtheilung ohne jede Bedeutung.

Die Verhältnisse bei Holothurien sind ungemein schwer zu verstehen und noch schwerer mit denjenigen der übrigen Klassen zusammenzureimen. Ob bei Holothurien der Vorgang phylogenetisch so zu denken ist, dass die pentactulaähnliche Grundform die Zahl ihrer Tentakel von fünf durch Einschiebung von neuen auf zehn vermehrt habe, was an sich leicht vorzustellen ist, ob dann das erste Tentakelsystem seine ursprüngliche Stellung bewahrte, während das zweite in einer Weise wachsend, die an die Echiniden erinnert, seine Erstreckung auf den Körperstamm bis zum Aboralpol hin ausgedehnt

---

<sup>1</sup> l. c. pag. 372.

habe, ist nicht möglich zu entscheiden. Eine besondere Frage wäre alsdann die, ob es sich bei den fünf Ausstülpungen für den Körperstamm ebenfalls gleich um ein wirkliches Tentakelsystem, das die äußere Haut hervorwölbte und Sprossen oder Füßchen trieb, oder aber zunächst nur um einfache Gefäßkanäle handelte, die erst sekundär Füßchen hervorgehen ließen. Es wäre leichter, sich phylogenetisch den Vorgang in der zuerst angedeuteten Weise vorzustellen. Dann müsste man bei den apoden Holothurien eine nachträgliche Rückbildung der Füßchen annehmen. Dem steht entgegen, dass, wie die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte lehrt, besonders die Synaptiden einen viel primitiveren Bau besitzen, als die übrigen Holothurien, und zwar wirklich primitive, nicht rückgebildete Organisationsverhältnisse erkennen lassen.

Wie wir sehen, liegt die ganze Frage bei Holothurien sehr verwickelt. Die Schwierigkeit wird aber keineswegs gehoben, wenn wir nun einfach die sekundären Ausstülpungen oder Körperwassergefäße der Holothurien den Primärtentakeln respektive Ambulacralgefäßen der übrigen Klassen gleichsetzen. Dann blieben eben wieder die Primärtentakel der Holothurien als etwas Unerklärtes, neu Hinzugekommenes übrig.

Es erscheint mir, wie oben ausgeführt worden ist, aus vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Gründen richtiger die Primärausstülpungen der Holothurien den Primärtentakeln der übrigen Klassen im Speziellen zu homologisiren, die Sekundärausstülpungen aber für den Holothurien eigenartige Bildungen anzusehen. Diese Frage der Homologie hat aber nur sehr indirekt etwas mit der Abstammung und Verwandtschaft zu thun und ist von der Anschauung, dass die fünf Echinodermenklassen sich divergent aus einer einfach organisierten, der Pentaktularlarve ähnlichen Stammform entwickelt haben, vollkommen unabhängig. Die bedeutende Abweichung in einem Fundamentalpunct ihres Baues, durch welchen sich die Holothurien von den übrigen Klassen unterscheiden und die bestehen bleibt, wie man auch die Homologie annimmt, lässt sich unserem Verständnis viel näher rücken, wenn wir bis auf die *Pentactula* zurückgehen, als wenn wir annehmen, hochdifferenzierte, Echiniden ähnliche Echinodermen hätten ein zweites, in anderen Radien als das schon vorhandene liegende Tentakelsystem entwickelt und gleichzeitig ihre Organisation wieder in so vielen Punkten vereinfacht, dass sie — als Descendenten der Echiniden aufgefasst — als rückgebildete Thiere zu betrachten wären. Auch das außerordentlich frühe Auftreten

der Primärtentakel in der Ontogenie der Holothurien spricht dagegen, dass wir es hier mit einer relativ jungen Bildung zu thun haben. Auf diesen Umstand lege ich kein besonderes Gewicht, da hier ceno-genetische Verschiebungen denkbar, wenn auch in diesem Maße nicht wahrscheinlich sind. Er verdient aber immerhin erwähnt zu werden.

Ich kann diesen Abschnitt nicht schließen, ohne noch folgenden Punkt zu berühren. Wenn ich mich aus vergleichend-anatomischen Gründen, die besonders in den Lageverhältnissen der betreffenden Gebilde zum Steinkanal gipfelten, zu der Annahme hinneige, dass die fünf zuerst entstandenen Ausstülpungen des Wassergefäßbringes der Holothurien den Primärtentakeln der übrigen Klassen entsprächen, die fünf später und zwischen den ersteren auftretenden Ausstülpungen aber nicht, so habe ich damit nicht gesagt, dass letztere Gebilde »gänzlich anderer Natur« seien als die ersterwähnten. Weder GÖRTE noch ich haben jemals so etwas behauptet, und ist dies wieder einer derjenigen Punkte, bei dessen Erörterung es mir nicht gelungen ist, mich HAMANN (l. c. pag. 371) verständlich zu machen.

Wenn ich zum Beispiel pag. 65 sage, dass meiner Ansicht nach die Ambulacralwassergefäße der Holothurien und der Echiniden »nicht auch genetisch völlig homologe Bildungen« seien, so lag diesem Ausdruck folgende Vorstellung zu Grunde, die ich, als einfach und selbstverständlich, nicht weiter ausführen zu müssen glaubte. Der bei allen Echinodermen homologe Wassergefäßbring entwickelt bei den Holothurien zweimal fünf, bei den übrigen Klassen einfach fünf Ausstülpungen. Sämtliche Ausstülpungen entstehen in ganz übereinstimmender Weise und auch ihre weitere Entwicklung lässt diese fundamentale Übereinstimmung nie in wesentlichen Punkten verschwinden; sie sind und bleiben radiär um den Wassergefäßbring angeordnete, in letzteren einmündende Kanäle. Als solche sind sie nach dem Gebrauche der vergleichenden Anatomie schlechthin als homologe oder als »allgemein homologe« Bildungen zu bezeichnen und wäre es einfach sinnlos, die einen im Vergleich mit den anderen als »gänzlich anderer Natur« hinzustellen.

Es knüpft sich aber naturgemäß an den Umstand, dass die übrigen Klassen fünf, die Holothurien aber zweimal fünf Ausstülpungen des Wassergefäßbringes entwickeln, die weitere Frage, welche von den zweimal fünf Ausstülpungen der Holothurien den Primär-



tentakeln der übrigen im Speciellen entsprechen, der erst entstandene oder der später entstandene Kranz. Technisch ausgedrückt besagt diese Frage: welcher Kranz der Holothurien ist dem Primärtentakelkranz der übrigen Klassen speciell homolog, welcher nicht. Dass auch bloß allgemein, nicht speciell homologe Bildungen einander sehr ähnlich sehen können, ist nicht weiter verwunderlich. Die HAMANN'schen Einwände gegen meine Anschauungen treffen deshalb in keiner Beziehung den Kern der Sache, weil ihm gar nicht zum Bewusstsein gekommen ist, dass es sich hier um die Frage nach specieller oder nicht specieller Homologie, nicht aber um die Frage nach Homologie oder Analogie handelt. Ganz dasselbe gilt, wie wir gleich sehen werden, für das, was er bezüglich des Nervensystems gegen mich einwendet.

### Nervensystem.

Das Nervensystem der Echinodermen schließt sich in den Grundzügen seiner Anordnung dem Wassergefäßsystem an, also gilt auch bezüglich der allgemeinen und speciellen Homologien hier das für letztere Bildung Gesagte.

Auf die Grundzüge dieser Anordnung und die allgemeine Gleichheit der histologischen Konstituenten beschränkt sich aber das, was wir in dem Baue der verschiedenen Nervensysteme als speciell homolog zu betrachten haben. In untergeordneteren Punkten sind zahlreiche Eigenartigkeiten entwickelt worden und zwar selbständig theils divergent theils konvergent. Die Radialnerven der Echiniden und der Ophiuriden halte ich, wie die Wassergefäßstämme, zwar für speciell und komplet homolog. Wenn aber HAMANN (l. c. pag. 371) ansruft: »Dass sie (die Nervenstämme) bei Echiniden eben so in Schizocoelräumen liegen, wie bei den Ophiuriden, alles dies müssen wir als Zufälligkeiten erklären«, so muss ich dem erwidern, dass gerade diese besondere, von HAMANN hervorgehobene Übereinstimmung ohne Zweifel eine bloße Konvergenzerscheinung ist, und dass aus HAMANN's eigener Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse hervorgeht, dass hier keine homophyletische Übereinstimmung vorliegen kann. Nach ihm müssen die Echiniden von Asteriden abgeleitet werden, während er die Ophiuriden für eine Gruppe hält, »welche mit den übrigen in keiner näheren Beziehung stehen, als dass sie insgesamt von Vorfahren herzuleiten sind, welche den Enterocoelwürmern verwandt, bereits ein Wassergefäßsystem, eine Leibeshöhle, ein ektodermales

Nervensystem und bestimmte Kalkplatten besaßen«. Hieraus folgt mit Nothwendigkeit, dass nach HAMANN in der Verwandtschaft der Ophiuriden und Echiniden die Asteriden das Verbindungsglied bilden. Liegen nun bei den Asteriden die Nervenstämme in Schizocoelräumen? Bekanntlich ist das nicht der Fall, und nicht einmal nach dem von HAMANN selbst aufgestellten Stammbaum ist jene Übereinstimmung als eine homophyletische denkbar.

Ganz ähnlich verhält es sich mit der Theilung der Körperrnerven der Holothurien durch eine aus Zellen bestehende Scheidewand, die derselbe Autor (l. c. Heft 4 pag. 360 [Separ. pag. 136]) ohne Weiteres der Theilung der Asteriden- und Ophiuridenrerven in zwei Gruppen durch eine hyaline Membran gleichsetzt. Und dabei hält HAMANN die Holothurien für rückgebildete Descendenten der Echiniden, die doch ihrerseits einer solchen Theilung der Nerven völlig ermangeln. Auch fehlt jene Theilung bei Holothurien im Gehirnring, bei Asteriden und Ophiuriden nicht. Wenn man übrigens noch näher auf die Sache eingeht, was ich als überflüssig unterlasse, so treten die Differenzen noch stärker hervor.

Aus alle Dem wird klar geworden sein, dass hier wie überall bei vergleichender Betrachtung, nicht das Ähnliche zusammengetragen und unbesehen in einen Topf geworfen werden darf, sondern dass wir uns, wenn wir im Einzelnen vergleichen, stets der allgemeinen Zusammenhänge bewusst bleiben müssen. Eine specielle Vergleichung der Nervensysteme der verschiedenen Klassen ist übrigens augenblicklich nicht gut durchführbar, da unsere anatomischen und besonders unsere entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse noch allzu lückenhafte sind.

Besondere Schwierigkeit bei der Vergleichung bieten bis jetzt die Verhältnisse bei den Crinoideen. Zwar habe ich gezeigt (l. c. pag. 99), dass das Nervensystem dieser Klasse im Pentactulastadium sich demjenigen der anderen Klassen vollkommen gleich verhält. Wie aber aus dieser Grundlage das viel complicirter gebaute Nervensystem des ausgewachsenen Thieres sich heraus bildet, ist eine offene Frage, die sich allein durch eine Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der späteren Stadien wird lösen lassen. Eine derartige Untersuchung wäre sehr wünschenswerth. Ich mache darauf aufmerksam, dass die betreffenden Stadien nicht schwer zu erlangen sind, da die Larven, die man aus befruchteten Eiern erhält, sich leicht groß ziehen lassen.

Ähnlich liegen die Dinge bei den Ophiuriden, wo, wie neuere

Untersuchungen<sup>1</sup> zeigen, ebenfalls bedeutende Komplikationen des Baues eingetreten sind.

### Muskelsystem.

Das an Beobachtungen vorliegende Material ist nicht hinreichend, um eine erschöpfende Vergleichung der einzelnen Abschnitte des Muskelsystems der Echinodermen vorzunehmen, besonders was die arntragenden Klassen anlangt.

Ich will daher hier nur auf eine besondere Frage eingehen, die neuerdings von P. und F. SARASIN<sup>2</sup> aufgeworfen ist und außerordentlich vieles Interesse darbietet.

P. und F. SARASIN haben bei dem von ihnen aufgefundenen und beschriebenen *Asthenosoma ureus* eine eigenthümliche Muskulatur entdeckt und sehr wahrscheinlich gemacht, dass dieselbe auch den übrigen Echinothuriden nicht fehle.

Es sind das zehn mächtig entwickelte Muskeln, die je an den Grenzen der Ambulacren und Interambulacren verlaufen. »Die Muskeln erscheinen als breite halbmondförmige Blätter, welche aus zahlreichen einzelnen Bündeln bestehen. Die Bündel entspringen von den äußersten Enden der Ambulacralplatten und zwar so, dass von einer einzelnen Platte bald eines, bald auch mehrere ihren Ursprung nehmen. Die einzelnen Stränge verlaufen in radiärer Richtung und vereinigen sich sämmtlich in einem halbmondförmigen Centrum tendineum, welches die Mitte des inneren Randes jedes Muskelblattes einnimmt. Trotz dieser Vertheilung der Bündel bezeichnen wir die Muskelblätter als Längsmuskeln, weil ihre Wirkung sicherlich diejenige einer Längsmuskulatur ist, d. h. eine Depression des Körpers bewirkt, und wir glauben, dass die radiäre Anordnung der einzelnen Stränge nur durch die Form des Seeigelskörpers mechanisch bedingt ist<sup>3</sup>.«

P. und F. SARASIN gelangen bei Vergleichung dieser Muskulatur mit den fünf Längsmuskeln der Holothurien zu dem Resultat, dass beide

<sup>1</sup> C. F. JICKELI, Vorläufige Mittheilungen über das Nervensystem der Echinodermen. 3. Über das Nervensystem der Ophiuren. Zoologischer Anzeiger. XII. Jahrg. 1889. pag. 213.

<sup>2</sup> P. und F. SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Bd. I. Heft 3. Über die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen. Wiesbaden 1888.

<sup>3</sup> SARASIN, l. c. pag. 93.

Bildungen homolog, die radiär angeordnete, von den Ambulacralplatten entspringende Muskulatur der weichhäutigen Seeigel aus den fünf Längsmuskeln der Holothurien entstanden zu denken sei.

Eine Reihe von Einwürfen gegen diese Auffassung — ganz abgesehen von Bedenken allgemeinerer Art — tauchte mir sofort auf, als ich die SARASIN'sche Arbeit las; ich muss aber gestehen, dass bei längerer Überlegung keiner dieser Einwände sich zu einer wirklichen Widerlegung der SARASIN'schen Anschauung gestalten lässt. Zunächst kann man sagen, handelt es sich gar nicht um eine wirkliche Längsmuskulatur, wenn auch die Wirkung derjenigen einer solchen ähnlich sein mag. Auf Ähnlichkeit der Funktion kann es bei Entscheidung morphologischer Fragen nicht ankommen. Es ist vielmehr eine radiäre Muskulatur, die eine gewisse Segmentation — entsprechend der Anordnung der Platten — erkennen lässt. Dem ist zu erwiedern, dass gerade diese Muskulatur, wie sie uns in ihrer sehr eigenthümlichen Ausbildung vorliegt, am besten, oder, wie mir sogar scheint, einzig und allein aus einer den ganzen Körper durchziehenden Längsmuskulatur entstanden zu denken ist. Die Fasern, die vom Oral- und Aboralpol kommen, haben ihren longitudinalen Verlauf beinahe beibehalten, sie gehen aber nicht mehr in der Körpermitte kontinuierlich in einander über, sondern bilden dort ein Centrum tendineum, in das dann die Fasern, die von mehr äquatorial gelegenen Platten kommen, mit schrägem, bis endlich am Äquator mit radiärem Verlauf einstrahlen. Ein Blick auf Fig. 19 Taf. XII der citirten SARASIN'schen Arbeit wird das klar machen.

Die Funktion der Muskel wird sehr verschiedenartig sein: Kontraktion der von polaren Platten kommenden Fasern wird Depression der Corona, Kontraktion der von äquatorialen Platten kommenden Fasern wird die entgegengesetzte Wirkung hervorbringen; auch wird unter Umständen das Spiel der verschiedenen Fasern eine gewisse Peristaltik erzeugen können.

Ein zweiter Einwand gegen die SARASIN'sche Auffassung wäre der, dass die Muskeln der Echiniden von Theilen des Hautskelets entspringen, dass solches bei den Holothurien niemals der Fall ist. Nur der Kalkring der Holothurien, der eine Bildung eigener Art ist, und auf den ich später noch zurückkomme, dient Muskeln zum Ansatz; die Platten der Haut, ob groß oder klein, ob regellos zerstreut oder schon in gewisser Gruppierung angeordnet, zeigen bei den Holothurien keinerlei Beziehungen zur Muskulatur. Auch dieser Unterschied scheint mir kein unübersteigbares Hindernis für die Homologie

darzubieten, da es gar nichts Ungewöhnliches ist, dass die Muskulatur erst sekundär Beziehungen zu den benachbarten Skelettheilen gewinnt, ein Vorkommnis, das sich an zahlreichen Beispielen illustrieren ließe. Denken wir uns ein weichhäutiges Geschöpf durch Aneinanderlagerung der Platten in einer Art, wie *Asthenosoma* sie zeigt, erstarren, so wird sich, da eine seitliche Verschiebung der Platten so gut wie unmöglich geworden ist, zunächst die Ringmuskulatur rückbilden. Nun erst ist für die Längsmuskulatur überhaupt die Möglichkeit gegeben, mit dem Hautskelet, von dem sie bis dahin durch die Ringmuskelschicht getrennt war, in nähere Beziehung zu treten. Wenn aber mit abnehmender Beweglichkeit der Haut auch in meridionaler Richtung die von der Muskulatur zu erfüllende Leistung erschwert wird, ist die Gewinnung besserer Insertionen seitens letzterer sehr erklärlich.

Endlich ließe sich noch sagen, dass, während die Holothurien fünf unpaare Längsmuskeln besaßen, die, wenn auch Spuren einer Scheidung in eine rechte und linke Hälfte aufzutreten beginnen, sich doch stets als einheitliche Bildungen erkennen lassen, bei den Echiniden zehn vollkommen getrennte Radiärmuskeln gefunden werden. P. und F. SARASIN haben wohl nicht ganz recht, wenn sie sagen, dass die Längsmuskeln der Holothurien zwar »bei den meisten Synaptiden einfache Bänder darstellen, an denen bloß zuweilen durch Bindegewebe eine Trennung in zwei Hälften angedeutet erscheint, die aber bei der Mehrzahl der dendrochiroten und allen aspidochiroten Holothurien je aus zwei völlig von einander getrennten Muskeln bestehen«.

Auch bei allen aspidochiroten Holothurien<sup>1</sup>, die ich untersucht habe (*Holothuria*, *Stichopus*), stellten die Körpermuskeln einheitliche Bildungen dar, und auch bei ihnen war die makroskopisch oft deutlich hervortretende Trennung in zwei Hälften nur dadurch verursacht, dass die Mitte des Muskelindividuums von einer starken Bindegewebsplatte eingenommen wurde, die etwa die Rolle einer Zwischensehne spielte, ohne dabei jedoch gerade aus sehnenähnlichem Gewebe zu bestehen. Das will aber nicht viel bedeuten, denn wir können uns sehr wohl vorstellen, dass die Trennung noch schärfer wird, besonders wenn jeder der beiden Abschnitte je rechts und links zu Skeletelementen Beziehungen gewinnt. Gleichzeitig

<sup>1</sup> Höchst wahrscheinlich wird eine genauere Untersuchung auch bei den Molpadiden ganz ähnliche Verhältnisse ergeben wie bei den Aspidochiroten.

kann sich die verbindende Bindegewebsplatte mehr und mehr verdünnen, besonders bei gleichzeitiger fortschreitender Ausbildung der STEWART'schen Organe, endlich kann sie ganz verschwinden.

Dass sich bei den Echinothuriden die erste Darmwindung der Muskelblätter als Suspensorien bedient, ist wohl als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen, und sehe ich das sehr abweichende Verhalten bei den Holothurien, wo die Mesenterien sich immer nur in Intermuskularräumen ansetzen, für keinen Einwand gegen die Homologisirung der Muskeln an. Denn auch die Echinothuriden besitzen bindegewebige intermuskuläre Mesenterien, und ein volles Verständnis der komplizierten Frage nach der Bedeutung der verschiedenen Mesenterien der Echiniden und ihren Beziehungen zu dem ursprünglichen, allen Echinodermen eigenthümlichen dorsalen Mesenterium, dessen Bedeutung ich in meiner Arbeit über *Synapta* hervorgehoben habe, wird sich durch erneute entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen gewinnen lassen.

Es muss nach alledem zugegeben werden, dass eine Entstehung der eigenthümlichen Radiärmuskeln der Echinothuriden aus Bildungen, wie wir sie in den Längsmuskeln der Holothurien vor uns haben, sehr wohl denkbar ist.

Machen wir uns aber zunächst klar, was für eine Bildung wir in der Körpermuskulatur der Holothurien vor uns haben. Doch sicherlich nichts Anderes als den gewöhnlichen Hautmuskelschlauch, den wir auch bei sämtlichen höheren Würmern in derselben Anordnung wiederfinden, und der auch bei den Plathelminthen in einem allerdings noch indifferenten, flüssigeren Entwicklungsstadium sich wiedererkennen lässt.

Wie bei den höheren Würmern finden wir bei den Holothurien eine äußere Ring- und innere Längsmuskelschicht. Dass gerade die letztere durch muskelfreie Längslinien unterbrochen ist und daher in Längsfelder zerfällt, ist ein Vorkommnis, das auch bei Würmern (Nematoden, vielen Chaetopoden, Chaetognathen) ein häufiges ist. Ein Analogon bietet auch das Colon der herbivoren Säugethiere, dessen Längsmuskulatur sich in drei von einander getrennte Streifen, die sogenannten »Taenien«, zerlegt. Es ist nun gar nicht daran zu zweifeln, dass bei den Holothurien die Verhältnisse ganz identisch liegen, seitdem ich entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen habe (*Synapta* pag. 38, 39), dass die Längsmuskulatur der Holothurien auf ganz demselben Wege wie die Ringmuskulatur und ohne jede innere Beziehung zum Körperwassergefäßsystem sich

bildet. Warum die Längsmuskelstreifen der Holothurien den Körperwassergefäßen gerade gegenüberliegen, von denselben durch die Ringmuskulatur getrennt, lässt sich nicht ohne genaueres Eingehen auf diesen Gegenstand verstehen, eben so wenig wie sich leicht erkennen lässt, warum im Colon die Längsmuskulatur in drei Tannien zerfällt und nicht in vier oder fünf. Bei schärferer Aufmerksamkeit auf diesen Punkt wird sich der, wahrscheinlich durch mechanische Momente bedingte Grund schon finden lassen.

Die von P. und F. SARASIN entdeckte Muskulatur der Echinothuriden ist in ganz identischer Weise entstanden zu denken, und halte ich es für plausibler, die dort beobachteten Verhältnisse direkt aus dem indifferenten Zustande einer kontinuierlichen Längsmuskulatur abzuleiten, als den Umweg über die Holothurien zu machen, zu welchem ich mich meinerseits auch aus Gründen allgemeinerer Art nicht entschließen kann. Dass die Ableitung auch auf jenem Umwege möglich ist, wie oben gezeigt wurde, das erklärt sich daraus, dass eben auch die Holothurien noch ziemlich indifferente Zustände des Hautmuskelschlauches darbieten.

Irgend eine innere Nothwendigkeit, jenen Umweg zu machen, der bei der totalen Trennung des bei den Holothurien einheitlichen Muskelgebildes in zwei Muskeln jedes Paramers bei den Echinothuriden immerhin einige Schwierigkeit mit sich bringt, liegt meiner Ansicht nach nicht vor.

Der Umstand, dass wir die Muskulatur der Echinothuriden auf die Grenzbezirke zwischen Ambulacren und Interambulacren beschränkt finden, erklärt sich leicht aus dem Umstande, dass der Raum der Ambulacren von den STEWART'schen Organen, der Interambulacren von den Geschlechtsorganen ausgefüllt wird, und für die Muskulatur nur in den Zwischenräumen Platz übrig geblieben ist. Warum die Muskeln nun gerade von den äußersten Enden der Ambulacralplatten entspringen und nicht von den Enden der Interambulacralplatten, ist schwer oder gar nicht zu beantworten. Da die Beziehung der Muskulatur zu den Platten sicherlich eine sekundäre ist, handelt es sich höchst wahrscheinlich um rein mechanische Momente. Es wäre überhaupt sehr interessant zu untersuchen, welches Resultat für die Beweglichkeit des Skelettes sich aus dem Umstande ergibt, dass die Imbrication der Ambulacralplatten in umgekehrter Richtung verläuft als diejenige der Interambulacralplatten.

Die Verhältnisse, wie sie uns für die Längsmuskulatur bei den Echinothuriden, für die Ringmuskulatur bei den Spatangiden vorliegen,

bieten somit in ihrer Auffassung als Differenzierungsprodukte des typischen Hautmuskelschlauches eben so wenig Schwierigkeiten, als die entsprechenden Einrichtungen bei Holothurien, bei Nematoden, bei Chaetognathen. Obwohl in den letztgenannten beiden Klassen die Längsmuskulatur Bildungen darstellt, die eine viel auffallendere Ähnlichkeit besitzen, als es die entsprechenden Theile bei Holothurien und Echiniden thun, ja, die eigentlich ganz konform sind, ist man längst davon zurückgekommen, hierin etwas Anderes zu erblicken, als eine durch ähnliche Bedingungen zwar ähnlich gestaltete aber selbständige Differenzirung einer gemeinsamen indifferenten Mitgift<sup>1</sup>.

Auch die Asteriden lassen in ihrer Körperwandung eine innere Längs- und äußere Ringmuskulatur erkennen, die HAMANN (Asteriden pag. 92) beschrieben hat und auf deren Übereinstimmung mit dem Hautmuskelschlauch der Anneliden er hinweist. Die Längsmuskelschicht ist bei den Asteriden zwar noch kontinuierlich geblieben, bildet aber in jedem Arme drei Verdickungen, eine centrale und zwei seitliche, die als Muskelbänder imponiren. Auch hier sehen wir schon wieder sich besondere Differenzirungen des ursprünglichen Zustandes anbahnen.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Hautmuskulatur der verschiedenen Klassen zwar als allgemein homolog zu bezeichnen ist, in so fern sie überall aus dem typischen Hautmuskelschlauch hervorgegangen ist. Da sich aber die weitere Ausbildung in jeder Klasse selbständig vollzogen zu haben scheint, thut man gut von einer speciellen Homologisirung Abstand zu nehmen.

### Skeletsystem.

Die außerordentliche Konformität des Skelets der verschiedenen Echinodermenklassen hat von Anbeginn den vergleichenden Anatomen die Voraussetzung echter Homologien und die Aufsuchung derselben nahegelegt. Bei näherem Eingehen haben sich aber derartige Schwierigkeiten ergeben, dass man sagen kann, dass auch nicht eine einzige Homologie zwischen den Skelettheilen zweier der vier lebenden Hauptklassen aufgestellt worden ist, gegen die nicht von anderen eben so kompetenten Beurtheilern entschiedener Wider-

<sup>1</sup> Über die Undurchführbarkeit der von P. und F. SARASIN versuchten Vergleichung gewisser Abschnitte der Laternenmuskulatur der Echiniden mit den Retraktoren des Kalkringes der Holothurien siehe unten das Kapitel über das Mundskelet der Seeigel und Holothurien.



spruch erhoben würde. Und doch haben seit CUVIER's und MECKEL's Zeiten die hervorragendsten Morphologen ihre Kraft an dieser schwierigen Aufgabe versucht. Ist es Angesichts dieses Resultates so ungereimt, die Möglichkeit ins Auge zu fassen, dass die Übereinstimmungen mehr äußere, nicht genetische seien, dass es sich um Konvergenzerscheinungen, um Homoplasien, nicht um echte Homologien handle? Dabei sind die Übereinstimmungen bei Lichte besehen gar nicht so bedeutend, dass ihre selbständige Entstehung etwa als ein halbes Wunder erscheinen müsste. Die Hauptübereinstimmung liegt meiner Ansicht nach vor Allem darin, dass es sich bei der Skelettbildung überall um einzelne Platten, nicht um eine kontinuierliche Schale handelt, und dass diese Platten, entsprechend dem Bau ihres Trägers, sich radiär anordnen. Im Einzelnen sind dann aber sehr verschiedene Wege eingeschlagen worden, die Differenzen überwiegen fast überall im Vergleich zu den Übereinstimmungen, und wo letztere hervortreten, lassen sie sich in vielen Fällen als Konvergenzen erkennen, die sich erst in den jedes Mal jüngsten Gruppen der verschiedenen Klassen entwickelt haben, den ältesten und am einfachsten gebauten Vertretern aber beiderseits fehlen. Beispiele hierfür werden unten beigebracht werden.

Alles dieses deutet darauf hin, dass das Skelet, das in Form zerstreuter Platten, wie sie die Holothurien bis heute beibehalten haben, vielleicht schon von der Stammgruppe ererbt war, erst nach der Divergenz der Klassen in Pelmatozoen, Holothurien, Asteroideen und Echinoiden seine für jede dieser Klassen typische Gestaltung und Anordnung erhalten hat.

In zwei Echinodermenklassen besitzen wir gute Beispiele, wie die ursprünglich regellos zerstreuten Skeletplatten sich in Horizontalreihen oder Kränzen zu ordnen und dadurch in weiterer Folge dem radiären Typus anzubequemen beginnen, es ist dies die nur fossil bekannte Klasse der Cystideen und die Klasse der Holothurien. Besonders schön lassen sich bei den Cystideen Zwischenstadien zwischen der regellosen Zerstreuung, der Anordnung in Kränzen und endlich der mehr und mehr durchgeführten radiären Gliederung erkennen. Unter den Holothurien ist es die Gattung *Psolus*, innerhalb deren sich Spuren einer allmählichen Ordnung und radiären Aufstellung der Platten beobachten lassen.

Von all den zahlreichen Versuchen die Skeletelemente der verschiedenen Klassen auf einander zurückzuführen, will ich hier nur einige der hauptsächlichsten besprechen. Vollständigkeit strebe ich

nicht an und beschränke mich auf die Diskussion derjenigen Homologien, die meiner Ansicht nach noch am besten begründet sind. Auf die Plattenvergleichung der Ambulacren und Interambulacren bei den verschiedenen Klassen glaube ich daher gar nicht eingehen zu brauchen. Nur den Versuch, gewisse Cystideen in dieser Beziehung als vermittelnde Bindeglieder zwischen Asteroideen und Echinoiden zu vertreten, werde ich ausführlicher erörtern.

Vorher möchte ich bemerken, dass ich als *Pelmatozoen* die *Cystoideen*, *Blastoideen* und *Eucrinoiden* als eine zusammengehörige Klasse zusammenfasse, eben so als *Asteroideen* die eigentlichen *Asteriden* und die *Ophiuriden*, ohne damit über ihre nähere oder entferntere Zusammengehörigkeit im mindesten ein Urtheil abgeben zu wollen.

### Fossile Verbindungsglieder zwischen den Klassen.

Schon seit Langem hat man versucht, fossil erhaltene Echinodermenformen als verbindende Zwischenformen zwischen verschiedenen Klassen hinzustellen, ohne eine specielle Durchführung zu unternehmen. Man verfuhr vielmehr im Allgemeinen meist so, dass man das Mitglied einer Klasse, das in diesem oder jenem Punkt seiner Körperform oder Skeletanordnung Ähnlichkeiten mit den entsprechenden Verhältnissen einer anderen Klasse aufwies, ohne langes Besinnen für eine Zwischenform, ein Bindeglied erklärte.

Neuerdings hat nun NEUMAYR an zwei Stellen <sup>1</sup> und <sup>2</sup> angenommen, das bisher gesammelte Material zu einer ausgedehnteren, mehr in die Tiefe gehenden Begründung zu vertreten.

Gegen seine Reflexionen und Schlüsse lassen sich aber Einwände zweierlei Art erheben, solche die sich aus der Nichtberücksichtigung der allgemeinen Organisationsverhältnisse, und solche, die sich aus der Skeletvergleichung im Besonderen ableiten lassen. Die ersteren will ich kurz, die der zweiten Art etwas ausführlicher besprechen.

Die Nichtberücksichtigung der allgemeinen Organisationsverhältnisse ist theilweise eine erzwungene, da NEUMAYR bei seinen Vergleichen vorwiegend auf die nur fossil bekannte Gruppe der *Cystoideen* zurückgeht, deren innere Organisationsverhältnisse wir

<sup>1</sup> M. NEUMAYR, *Morphol. Studien über fossile Echinodermen*. Sitzungsberichte der k. Akad. der Wissenschaften Wien. Bd. LXXXIV. 1. Abth. Jahrg. 1881. pag. 143.

<sup>2</sup> M. NEUMAYR, *Die Stämme des Thierreiches*. Wien und Prag 1889.

natürlich nicht kennen, ja über die wir in vieler Beziehung kaum Vermuthungen auszusprechen wagen.

Es will mir nun scheinen, und ich bin überzeugt, die meisten Morphologen werden meine Ansicht theilen, dass NEUMAYR sich allzu leicht über diesen Mangel hinwegsetzt. Die Forschungen der letzten 20 Jahre haben gezeigt, dass bei aller äußeren Ähnlichkeit der Form und des Baues in seinen Grundzügen, die Organisationsverhältnisse der verschiedenen Klassen selbst in wichtigen Punkten von einander abweichen. Die Kenntniss des inneren Baues zwingt uns die Crinoideen weit abseits von den übrigen Klassen zu stellen, viel weiter als wir auch nur zu vermuthen im Stande wären, wenn diese Gruppe uns bloß fossil bekannt wäre. Wer würde allein aus den Skeletverhältnissen heraus zu der Vorstellung gelangen können, dass die Asteriden und die Ophiuriden so wesentlich verschiedene Organismen seien, unendlich mehr verschieden als Reptilien und Vögel, und dass beide Gruppen auf einem sehr frühen Stadium divergirt haben müssen? Und doch werden wir nothgedrungen zu dieser Annahme geführt, je mehr wir einen genauen Einblick in die Organisationsverhältnisse beider Gruppen erhalten. Würden wir auch nur über die Bedeutung der Skelettheile ins Klare kommen, über die Lageverhältnisse der Ambulacralnerven und Wassergefäße bei Echiniden und Asteriden, darüber dass die Poren in oder zwischen den Platten bei ersteren zum Durchtritt der Füßchen dienen, bei letzteren aber nicht der Füßchen sondern der Ampullen, wenn eine der beiden Klassen uns nur fossil bekannt wäre. Höchst wahrscheinlich würden wir gar nicht an die Möglichkeit einer so schwerwiegenden Verschiedenheit denken.

Die Cystideen sind eine nur fossil bekannte Gruppe. Wir wissen nicht, ob unter dem, bei manchen Formen noch ziemlich indifferenten Skelet ein mehr oder weniger differenzirter Weichkörper gelegen hat, ja die Voraussetzung eines sehr einfachen, wenig veränderten Körperbaues bei Cystideen ist sogar unberechtigt und steht mit den Thatsachen, aus denen sich überhaupt ein Rückschluss auf die innere Organisation dieser Thiere machen lässt, in direktem Widerspruch.

Eines der wichtigsten Merkmale, das allen Echinodermen eigenthümlich ist, einer der Hauptcharaktere der Echinodermenorganisation ist die ursprünglich ausnahmslos singuläre Kommunikation des Hydrocoels nach außen, der sogenannte Rückenporus<sup>1</sup>. Das steht ganz

---

<sup>1</sup> Die oben citirte vortreffliche Arbeit von BURY macht es sehr wahr-

zweifelloos fest. Wir sehen dieses Verhältnis, das sich ontogenetisch in jedem Echinoderm, dessen Entwicklung wir kennen, reproducirt, überwiegend häufig auch in dem ausgebildeten Zustande festgehalten, so bei allen Echiniden, den weitaus meisten Asteriden, vielen Tiefseeholothuriern. Eine Vervielfältigung des Porus, wie wir sie ausnahmsweise bei einigen Asteriden, ein nachträglicher Verschluss desselben, wie wir ihn bei den meisten Holothuriern beobachten, Alles das sind sekundäre Veränderungen. Das bedarf keines weiteren Beweises. Besonders komplicirt gestalten sich die Verhältnisse bei den Crinoideen, aber so viel ist sichergestellt, dass diese Komplikationen sekundäre sind, der Ausgangspunkt auch für diese Klasse genau derselbe ist, wie für die übrigen Echinodermen.

Was die Cystideen anlangt, so befinden wir uns über dieses wichtige Organisationsverhältnis bei ihnen völlig im Unklaren. Nur so viel scheint sicher zu sein, dass das ursprüngliche Organisationsverhältnis, der singuläre Rückenporus, weder bei den Formen ohne durchbohrende Poren noch bei denjenigen mit solchen festgehalten worden ist. NEUMAYR (l. c. 2 pag. 405) selbst deutet letztere Bildungen und namentlich die isolirten Rauten oder Theile von Rauten als Homologa der Kelchporen gewisser Crinoideen. Wir müssen aber dann annehmen, dass bei jenen Cystideen die sekundäre Komplikation noch größer geworden ist als sogar bei den Crinoideen.

In noch größere Verlegenheit aber werden wir durch solche Cystideenformen versetzt, die der durchbohrenden Poren ermangeln und die überhaupt keine Öffnung besitzen, die von den jetzigen Paläontologen als Äquivalent des Rückenporus gedeutet wird. Dürfen wir uns über so wichtige Abweichungen vom ursprünglichen Typus leichthin, ohne auch nur ein Wort zu verlieren, hinwegsetzen?

Auf noch andere Schwierigkeiten, welche die Organisationsverhältnisse der Cystideen, wie wir sie aus den Skeletverhältnissen erschließen können, uns in ihrer Eigenschaft als Bindeglieder darbieten, komme ich bei Besprechung des Einzelnen zurück, so zum Beispiel auf den bei den meisten Formen auf der Hand liegenden Mangel einer Körpermuskulatur.

Es wird mir wahrscheinlich entgegengehalten werden, dass man weit entfernt sei, Agelacrinus und Verwandte als die direkten Vor-

scheinlich, dass die Kommunikation des Hydrocoels mit der Außenwelt durch Vermittelung eines linken vorderen Enterocoelsackes stattfindet, dem der Rückenporus angehören würde. Ein Eingehen auf diese speciellen Verhältnisse erscheint für die hier behandelte Frage überflüssig.

eltern der Asteriden, Mesites als diejenigen der Echiniden anzusehen. Aber wenn man der eigentlichen Stammform die verschwundene oder in viele Einzelporen aufgelöste Madreporenplatte wiedergibt, das festverbundene Skelet lockert und die Stammform somit wieder mit einer Körpermuskulatur ausstattet, auf Thiere mit freier Arm- und Beinbildung als Stammeltern der Asteriden zurückgeht, dann kommt man einfach auf einen so indifferenten Typus, wie ich ihn in der *Pentactaea* versinnbildlicht habe, die ich mir ja auch als festsitzend vorstelle<sup>1</sup>.

Fassen wir die Frage noch schärfer, so haben wir zu entscheiden, ob die Cystideen, wie wir sie kennen, in der Entwicklung der Asteriden und Echiniden aus derartigen indifferenten Formen eine Etappe vorstellen, oder ob sie ihrerseits schon etwas abseits stehen und eigene Wege der Entwicklung eingeschlagen haben, die zu den Crinoideen führen. Eine bestimmte Antwort ist deshalb nicht zu geben, weil uns sämtliche Kriterien, die wir aus der Anatomie der Weichtheile zu schöpfen pflegen, hier durchaus fehlen. Was wir über den Bau des Weichkörpers vermuthen können, spricht, wie gezeigt, gegen eine solche Mittelstellung, besonders das Wassergefäßsystem scheint abseits führende Wege der Entwicklung eingeschlagen zu haben.

Aber, so fragt es sich zweitens, wenn wir ganz von dem Bau der Weichtheile absehen, den wir nicht kennen oder der theilweise schon different gewesen zu sein scheint, ist auch nur der Skeletbau der Cystideen ein solcher, dass sich aus ihm ohne allzu wesentliche Reduktionen und Neubildungen die Skeletverhältnisse der Asteriden und Echiniden ableiten lassen? Finden sich vor Allem feste Anknüpfungspunkte für eine solche Ableitung, oder ist es mehr die allgemeine Indifferenz des Skelettes mancher Cystideenformen, die die Ableitung ermöglicht? Handelt es sich um entfernte Anklänge, um Übereinstimmungen, die einmal diesen, das andere Mal jenen Punkt betreffen, oder um eine schärfer zu umschreibende Gleichartigkeit des Gesamtbaues des Skelettes?

Wenden wir uns zuerst zu derjenigen Cystideenform, die in ihrem Skelet eine Verbindung mit Asteriden vermitteln soll, zu *Agelacrinus* und Verwandten.

<sup>1</sup> Dass solche Formen nicht fossil erhalten sind, erklärt sich von selbst aus dem Umstande, dass ihre Skeletplatten noch nicht fest verbunden gewesen sein können, ein Postulat, das zusammen mit dem Vorhandensein eines Hautmuskelschlauchs durchaus für die Stammgruppe der Echinodermen zu stellen ist.

Agelacrinus zeigt nun in der That in einer Beziehung eine gewisse Ähnlichkeit mit den Asteriden. Es ist das der Besitz von fünf geraden oder gebogenen Ambulacralfurchen mit Doppelreihen von Platten, zwischen welchen bei manchen Arten Öffnungen beobachtet worden. NEUMAYR sagt: »Öffnungen für die Ambulacralfüßchen, die also genau den Seesterncharakter zeigen.« Es ist nicht ganz korrekt, zu sagen, die Ambulacralfüßchen der Seesterne träten durch Öffnungen zwischen je zwei Ambulacrалplatten. Radialwassergefäß sowohl wie die Füßchen liegen bei dieser Klasse außerhalb der Ambulacrалplatten; durch jene Poren treten vielmehr nur blindsackförmige Appendices der Füßchen, die sogenannten Ampullen nach innen. Nehmen wir nun an, dass die Lagerungsverhältnisse der Theile bei Agelacrinus im Übrigen die gleichen gewesen sind wie bei den Seesternen, so müssen wir annehmen, dass auch jene Cystideen Ampullen besessen haben. Ampullen finden wir bei Echinodermen überall da, wo an die Beweglichkeit der Anhänge des Wassergefäßsystems höhere Anforderungen gestellt werden, mit einem Worte da, wo sie der Lokomotion dienen und desshalb einer von dem anderen möglichst unabhängig gestellt werden müssen. Wir sehen sie entwickelt an den Füßchen der eigentlichen Asteriden, der Echinoiden und der Holothurien, an den Tentakeln der Holothurien da, wo dieselben in ausgiebigerer Weise mit zur Lokomotion benutzt werden. Sie sind schwach entwickelt an den Tentakeln der Synaptiden, die nur in geringem Maße, und sie fehlen den Tentakeln der Dendrochiroten, die gar nicht zur Lokomotion benutzt werden. Die Tentakel der Crinoideen, die den Ambulacralfüßchen der übrigen Klassen entsprechen, dienen nicht zur Lokomotion; ihnen fehlen auch die Ampullen. Ganz dasselbe gilt für die Füßchen der Ophiuriden. Nur bei den irregulären Seeigeln kommen Füßchen vor, die sekundär ihre lokomotorische Funktion ganz verloren haben, ohne desshalb gleich die im Anschluss an jene Funktion erworbenen Ampullen wieder aufzugeben.

Die vergleichende Betrachtung lehrt demnach, dass die Ampullen sich bei den Echinodermen in engster Beziehung zur Lokomotion entwickeln. Wir sind desshalb keineswegs berechtigt, ihr Vorhandensein ohne Weiteres bei festgewachsenen Formen, wie Agelacrinus und Edrioaster als etwas Selbstverständliches vorauszusetzen. Die Möglichkeit, dass sich auch bei festsitzenden Formen Ampullen entwickelt haben können, ist natürlich nicht vollkommen auszuschließen. Das Beste ist, wir bekennen frei, dass wir über die Bedeutung jener

Öffnungen noch eben so im Unklaren sind, als über die einfachen und Doppelporen, sowie über die Porenrauten anderer Cystideen.

Aber selbst gesetzt den Fall, dass es sich bei jenen Cystideen um Ampullen oder ampullenähnliche Bildungen gehandelt hätte, ist der Umstand, dass derartige zweifelsohne sekundäre Bildungen ihren Weg zwischen den Skelettheilen hindurchnehmen, eine hinreichend bedeutende Übereinstimmung zwischen diesen besonderen Cystideen und den Asteriden, um in Ansehung derselben über sehr bemerkenswerthe Schwierigkeiten hinwegzusehen?

Können wir annehmen, dass Ampullen innerhalb der Gattung *Agelacrinus* oder *Edrioaster* erworben wurden und von da aus auf die Asteriden vererbt worden sind, können wir uns mit einem Worte *Agelacrinus*-ähnliche Cystideen als Voreltern der Asteriden vorstellen? Ganz abgesehen von dem Mangel der Madreporenplatte bei ersteren ist durch die augenscheinliche Abwesenheit eines Hautmuskelschlauchs bei den *Agelacriniden* eine solche Annahme für mich undenkbar. Man kann sich wohl schematisch konstruieren aber nicht phylogenetisch vorstellen, wie aus der starren, in sich kaum noch beweglichen Scheibe eines *Agelacrinus* oder der ganz starren Kugel des *Mesites* die freie Armbildung eines Asteriden hervorgegangen sein soll, wenn wir uns die Scheibe oder Kugel von der Unterlage abgelöst und mittels der Füßchen herumwandelnd denken. Der ganze Bau des Asteridenarmes in der Beweglichkeit seiner Skeletelemente und seiner gut ausgebildeten Muskulatur deutet darauf hin, dass wir von Formen mit relativ freier Armbildung und wohl entwickelter Muskulatur ausgehen müssen, nicht von starren, kreisförmigen Scheiben. Aus diesem Grunde werden denn auch Formen wie *Palmipes* mit Recht als Umbildungen der freiarmigen Seesterne betrachtet, nicht als der ursprüngliche Typus.

Alles in Allem sehen wir also, dass, ganz abgesehen von unserer Unkenntnis der inneren Organisation des *Agelacrinus*, schwerwiegende Bedenken sich geltend machen lassen, in ihm eine Stammform der Seesterne zu erblicken, wie Abwesenheit der Madreporenplatte, Starrheit des Körpers und somit Mangel der Muskulatur, Fehlen von freier Armbildung. Dem steht nur eine einzige Übereinstimmung gegenüber, Öffnungen zwischen den Platten der Ambulacren, die sich bei einigen, nicht bei allen Arten finden. Ob diese Öffnungen nun auch Ampullen zum Durchtritt gedient haben, wie bei den Seesternen, lässt sich nicht entscheiden. Jedenfalls handelt es sich um eine Neuerwerbung, die innerhalb der Gattung *Agelacrinus* gemacht ist

und sich sehr leicht als ein paralleler Entwicklungsvorgang vorstellen lässt.

Das Facit zu ziehen muss jedem Leser selbst überlassen bleiben. Ich für meinen Theil bin der Ansicht, dass auch nicht entfernt der Nachweis erbracht ist, dass *Agelacrinus* und *Edrioaster* Bindeglieder zwischen Cystideen und Seesternen sind, ja dass nicht einmal eine Wahrscheinlichkeit vorliegt.

Was für *Agelacrinus* und *Edrioaster* gilt, das gilt in noch höherem Grade für *Mesites*, der nach NEUMAYR von den Cystideen zu den Echinoideen, gleichzeitig aber auch zu den Asteroideen hinüberleiten soll. Über die innere Organisation des *Mesites* wissen wir natürlich nichts, als dass er höchst wahrscheinlich keine Muskulatur und keine singuläre Öffnung des Wassergefäßsystems besessen hat, beides Charaktere, die die Stammeltern der Echiniden besessen haben müssen. Aber auch vom Skelet des *Mesites* können wir fast nichts brauchen, um daraus eine Seeigelschale hervorgehen zu lassen. Die fest verbundenen porösen Platten der Interambulacren müssen sich wieder lösen oder durch andere ersetzt werden, um die den Palaeochiniden eigenthümliche dachziegelartige Deckung der Platten, die man passend als Imbrication bezeichnet, hervorgehen zu lassen.

Die wichtigen Radialplatten von *Mesites* verschwinden völlig oder finden sich noch in gewissen kleinen Fortsätzen auf der Innenseite der Ambulacraltafeln mancher Cidariden. Es bleiben also eigentlich nur die dachziegelartig aufgerichteten Platten übrig, welche die Ambulacralrinnen decken, die man allenfalls mit den Ambulacralplatten der Seeigel vergleichen kann. Nun sind aber die Füßchen nicht wie bei den Seeigeln durch letzterwähnte Platten hindurch getreten, sondern seitlich aus Öffnungen zwischen je zwei Radialgliedern, die nach SCHMIDT (Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg 1874 pag. 35) in den Ambulacralkanal führen. Dadurch verliert auch die einzige Übereinstimmung gänzlich an Bedeutung.

*Mesites* ist somit eine echte Cystidee und die einzige Eigenthümlichkeit seiner Organisation, die etwa an die Echiniden erinnern könnte, die theilweise Bedeckung der Ambulacralgefäße und Nerven durch dachziegelförmig über einander gelagerte Platten, erweist sich bei näherem Zusehen auch nur als ganz irrelevante Ähnlichkeit, da die Füßchen zu jenen Platten gar nicht dieselben Beziehungen eingegangen sind, die für die Echiniden typisch sind.

Die Auffassung der Radien des *Mesites* scheint mir bei manchen Autoren eine missverständliche zu sein, woran wohl zum Theil der nicht ganz klare



Ausdruck bei der Beschreibung dieses Thieres durch HOFFMANN (Verh. der mineral. Gesellschaft. St. Petersburg. II. Serie. Bd. I. 1866. pag. 1. Tab. I., SCHMIDT (Mém. Acad. St. Pétersbourg. VII. Serie. Tome 21. 1873. pag. 34. Tab. III), NIKITIN (Bull. Soc. imp. d. Nat. de Moscou. Tome 52. 1877. pag. 301) Schuld ist. Doch ergibt die Zusammenstellung ihrer Angaben über die Ambulacren ein einigermaßen klares Bild. HOFFMANN, der erste Beschreiber, sagt: »Die Zusammensetzung der Pseudoambulacralfelder weicht wesentlich von derjenigen der Blastoideen ab. Jedes derselben besteht aus zwei Reihen Tüfelchen, die wechselständig an einander gefügt sind. In ihrer Mitte verläuft der Länge nach ein rinnenförmiger äußerer Kanal, welcher am Scheitel von dachförmig aufgerichteten Platten überdeckt wird<sup>1</sup>, aber weiter nach unten von einer homogenen Kalkspatmasse ausgefüllt erscheint, die einen etwas erhabenen Grat mit Seitenausläufern bildet und gar keine Gliederung zeigt.« — »Unter dem äußeren Kanal der Pseudoambulacren bemerkt man noch einen inneren<sup>1</sup>, der nicht als zufällige Umgestaltung der Kalkspatmasse angesehen werden kann, da man ihn an allen Pseudoambulacren beider Exemplare, in verschiedener Entfernung vom Scheitel, wiederfindet. Welche Rolle dieser Kanal in der Organisation des Thieres gespielt hat, muss einstweilen noch dahingestellt bleiben, bis weitere Funde die Sache näher beleuchten.«

Einen besseren Einblick in diese Verhältnisse erhalten wir durch SCHMIDT, der die Radien von Mesites folgendermaßen beschreibt: »Die rinnenförmige<sup>1</sup> Beschaffenheit der Radien oder niederliegenden Arme, die durch die bogenförmig nach oben zusammengeneigten Radialglieder zu geschlossenen Kanälen<sup>2</sup> werden, ist in ähnlicher Weise schon von BILLING's bei Agelacrinites Dicksoni beschrieben. Die Radialkanäle liegen namentlich nach unten zu deutlich auf den angrenzenden Kelchtüfelchen auf (die aber selten unter ihnen zusammenschließen und daher noch einen inneren Kanal offen lassen<sup>1</sup>), so dass wir hier schon eher von niederliegenden Armen sprechen könnten als bei den früher behandelten Gattungen Glyptocystites und Asteroblastus. In einem Punkt weiche ich von HOFFMANN ab, nämlich darin, dass ich deutliche Ansätze von Pinnulae erkannt zu haben glaube, die mit Poren in Verbindung stehen, die ins Innere der bedeckten Tentakelrinne führen. Diese Ansätze bestehen aus rundlichen Feldern auf der Oberseite der Radialglieder (nach außen hin), die in ähnlicher Weise wie bei Asteroblastus zwei länglich runde Anheftungstellen für die wahrscheinlich zweireihigen Pinnulae erkennen lassen, welche (die Pinnulae) einst in ähnlicher Weise wie bei Pseudocrinites quadrifasciatus Forb. den ganzen Radius bedeckten.«

NIKITIN endlich giebt wohl in direktem Anschluss an HOFFMANN und SCHMIDT folgende Schilderung der Radien: »Die Radien erinnern an die des Agelacrinites; sie bestehen aus zwei Gliederreihen, die gegen die Mitte der Radien etwas ausgeschnitten sind, so dass längs der Radien eine offene Rinne<sup>1</sup> läuft. Unter diesen Radialgliedern liegt noch eine Schicht von Platten, so dass

<sup>1</sup> Im Original nicht gesperrt gedruckt.

<sup>2</sup> Der vollkommene Schluss erfolgt aber erst durch die von HOFFMANN beschriebenen »dachförmig aufgerichteten Platten«, von denen SCHMIDT nicht spricht, deren Vorhandensein er aber nicht bestreitet, da er nur in einem hiervon unabhängigen Punkte von HOFFMANN abzuweichen angiebt.

sich zwischen denselben noch ein geschlossener Kanal bildet. Am oberen Theil des Scheitels sind nach HOFFMANN die äußeren Rinnen von dachförmig aufgerichteten Platten überdeckt, eine Eigenthümlichkeit, welche bei fast allen Diploporitiden-Cystideen mit Pseudoambulacralradien nachgewiesen wird, wie zum Beispiel bei *Protoocrinites*. Diese rinnenförmigen Kanäle<sup>1</sup> bei *Protoocrinites* führen in eine centrale versteckte Öffnung, die sogenannte Ambulacralöffnung nach BILLING's (Mund nach VOLBORTH). Auf der äußeren Oberfläche der Radialglieder sind deutliche Ansätze für Pinnulae erkennbar. Die Ansätze bestehen aus rundlichen Feldern, welche mit Poren in Verbindung stehen, die ins Innere der verschlossenen Kanäle führen.«

Aus diesen Beschreibungen geht Folgendes klar hervor. Es sind zwei über einander liegende Kanäle vorhanden, ein äußerer Kanal, der sich zunächst nur als Rinne zwischen den Radialgliedern darstellt und am Scheitel von dachförmig aufgerichteten Platten überdeckt wird. Darunter und von ersterem durch die Radialglieder geschieden, ein »innerer Kanal«, der über sich die Radialplatten, unter sich gewöhnliche poröse Kelchtafeln hat. Es fragt sich nun: in welchen von beiden Kanälen hat das Ambulacralwassergefäß gelegen? Aus den Beschreibungen der russischen Autoren scheint mir mit ziemlicher Deutlichkeit hervorzugehen, dass sie sämmtlich den äußeren Kanal für den Ambulacralkanal beziehentlich die Ambulacralrinne halten. Auch aus ZITTEL's Darstellung in seinem Handbuch der Paläontologie (Bd. I pag. 415) geht die gleiche Auffassung hervor. Nur lässt er irrthümlicherweise die »dachförmig aufgerichteten Platten«, die die Ambulacralrinne decken, von Poren durchbohrt sein und Insertionsflächen für die Pinnulae tragen, was, wie leicht ersichtlich, mit den Beschreibungen nicht übereinstimmt.

NEUMAYR (l. c. 1 pag. 158, 159) spricht überhaupt nur von einem Kanale und versteht darunter, wie aus seiner Beschreibung pag. 158 hervorgeht, den inneren. Die äußere Rinne beziehentlich den durch die dachförmigen Platten überdeckten Kanal erwähnt er mit keinem Worte. Ich will über diesen Punkt mit ihm nicht rechten, obwohl die Annahme, dass das Ambulacralgefäß im äußeren Kanal gelegen habe, meiner Ansicht nach die viel größere Wahrscheinlichkeit für sich hat. Auch der Vergleich mit *Agelacrinus* und *Edriaster* spricht durchaus dafür.

Aber ich stelle mich einmal auf NEUMAYR's Standpunkt und nehme an, das Wassergefäß hätte im inneren Kanale gelegen. Dann würden die ihn nach außen deckenden Platten, die Radialplatten der Autoren, die nach NEUMAYR den Ambulacralplatten der Echiniden entsprechen sollen, die Füßchen nach Asteridenart zwischen sich durchtreten lassen. Die ihm nach innen zu unterliegenden Platten, die den Ambulacralplatten der Asteriden entsprechen sollen, würden die Ampullen nicht nach Asteridenart zwischen sich durchlassen, sondern, da sie als Körperplatten nach NEUMAYR »jedenfalls auch Poren tragen müssen«, würden sie die Ampullen durch die einzelnen Platten hindurchtreten lassen. Es kommt also NEUMAYR, der doch bei *Agelacrinus* auf die Lage der Poren zu den Platten so großen Werth legt, hier gar nicht darauf an, diejenigen Platten, die den Ambulacralplatten der Echiniden homolog sein sollen, bezüglich der Poren Asteridencharakter tragen zu

<sup>1</sup> Im Original nicht gesperrt gedruckt.

lassen, diejenigen, die den Ambulacralplatten der Asteriden entsprechen sollen, Echinidencharakter<sup>1</sup>.

Durch diese Ausführungen ist, wie mir scheint, klar bewiesen, dass, mag man nun das Ambulacralgefäß in den äußeren oder in den inneren Kanal verlegen, stets eine Homologisierung der ihn deckenden Platten mit den Ambulacralplatten der Echiniden undurchführbar ist, und dass, wenn man das Gefäß mit NEUMAYR in den inneren Kanal verlegt, auch jede Asteridenähnlichkeit schwindet.

Eben so wie Mesites eine gewöhnliche Cystidee ist, die in keiner Weise wirkliche Seeigelcharaktere trägt, eben so ist *Cystocidaris* (*Echinocystites* Wyv. Thomson) ein echter Seeigel und ist sehr weit entfernt, eben so viel vom Seeigel als von der Cystidee an sich zu haben und beide mit einander zu verbinden.

Drei Gründe führt NEUMAYR<sup>2</sup> für letztere Behauptung an. Zunächst soll die Lage des Afters an die Cystideen erinnern, da derselbe, außerhalb des Apex gelegen, sich »nicht wie bei allen bekannten irregulären Seeigeln in der Mitte, sondern ganz an der Seite des Interambulacrums« befindet. Ist nun etwa letztere Lagerung für die Cystideen typisch? Durchaus nicht! In außerordentlich vielen Fällen liegt auch bei ihnen die als After gedeutete Öffnung genau in der Mitte des Ambulacrums, so zum Beispiel bei *Agelacrinus*, dessen Aftertäfelung nach THOMSON<sup>3</sup> derjenigen der *Cystocidaris* am meisten ähneln soll. Es ist also wohl klar, dass die leichte Lageverschiebung des Afters bei unserem Seeigel kein Cystideencharakter ist, sondern ganz ungezwungen durch die noch sehr unregelmäßige Anordnung der Skelettheile in den Interambulacren des Seeigels seine Erklärung findet. Dass hier eine Abweichung von der Lage des Afters bei den übrigen irregulären Seeigeln, die sämtlich den Euechinoiden angehören, zu beobachten ist, wird durch die nachher noch zu erläuternde Anschauung weiter verständlich gemacht werden, dass die Excentricität des Afters bei *Cystocidaris* wahrscheinlich eine

<sup>1</sup> Nur bei den phylogenetisch sehr jungen, stark ungebildeten Clypeastriiden kommt es vor, dass die Poren, statt in die Platten selbst, in die Nähte derselben zu liegen kommen, und zwar an den Ambulacra petaloidea. Am unteren Ende der Ambulacra petaloidea gehen übrigens die Poren leicht von den Nähten auf die Platten selbst über. Die ganze Erscheinung ist offenbar eine sekundäre Umbildung des ursprünglichen Charakters. Ganz konstant ist die Lage der Poren für die Ampullen bei den Asteriden zwischen je zwei Platten.

<sup>2</sup> l. c. 1 pag. 154 und l. c. 2 pag. 400.

<sup>3</sup> WYVILLE THOMSON, On a new palaeozoic Group of Echinodermata. The Edingburgh new philosophical Journal. 1861. Vol. 13. pag. 111.

primäre, bei den irregulären Euechinoiden aber eine sekundäre ist. Hierin stimme ich mit NEUMAYR überein. Ich sehe aber darin einen Charakter, der ein nothwendiges Resultat des Festsitzens der Stammform ist. Natürlich hat er sich bei allen Pelmatozoen erhalten; bei den meisten freilebenden Formen, sofern dieselben phylogenetisch junge sind, hat er sich verwischt und kann dann nur noch durch die Entwicklungsgeschichte wieder erkannt werden.

Etwas mehr Werth wäre auf den Verschlussapparat des Afters bei *Cystocidaris* zu legen, einer aus unregelmäßigen Platten bestehenden flachen Pyramide, »einer sogenannten Analpyramide, wie sie sonst unter allen Echinodermen einzig nur bei den Cystideen auftritt«. Letztcitirte Behauptung NEUMAYR's bedarf sehr der Einschränkung. Wir finden einen durch fünf klappenförmige Zipfel geschlossenen After, der dann meist pyramidenförmig über das Niveau der Haut hervorragt, bei vielen Holothuriern. Bei gewissen Arten der Gattung der *Holothuria* (*Bohadschia* Jäger) sind es Zipfel der reichlich mit Kalkplatten durchsetzten Haut, bei *Mülleria* sind es selbstständige Kalkleisten. Kalkplatten, die eine typische Analpyramide bilden, finden sich bei vielen *Psolus*-arten (*Psolus antarcticus*, *Psolus ehippifer*). Wenn man mit P. und F. SARASIN die Seeigel von Holothuriern ableitet, was ich nicht thue, könnte man also mit ganz gleichem Rechte die Afterbildung von *Cystocidaris* für diese Ableitung ins Feld führen, als darin einen Cystideencharakter unseres Seeigels erblicken. Ich für meinen Theil halte Alles dieses nur für analoge Bildungen, die sich in verschiedenen Klassen der Echinodermen zum Verschluss aller möglichen Öffnungen gebildet haben. Sehen wir doch, dass bei den Cystideen auch die als Ovarialmündung gedeutete Öffnung zuweilen von einer Klappenpyramide geschlossen wird. Auch der Mundverschluss durch Oralstücke bei vielen Crinoideen (*Hyocrinus*, *Holopus* etc.) und bei manchen Holothuriern (*Psolus antarcticus*) ist eine ganz analoge Bildung. Besonderen Werth würde ich einer derartigen Übereinstimmung nur dann beimessen, wenn der Seeigel noch sonst irgend welche Merkmale mit den Cystideen gemeinsam hätte. NEUMAYR sagt zwar an einer Stelle, (l. c. pag. 400), dass die Lage seiner Madreporenplatte an die Cystideen erinnere. Nun ist eine Madreporenplatte bei letzterer Klasse nicht bekannt. NEUMAYR selbst deutet keine der größeren Öffnungen, die wir in jener Klasse finden, als Ausmündung des Wassergefäßsystems (l. c. 2 pag. 406) und fasst nur die isolirten Rauten oder Theile von Rauten bei manchen Cystideen als Homologa der Kelch-

poren der Crinoideen also als Ausmündungen des Wassergefäßsystems auf, wobei er hinzufügt, dass das wahrscheinlich nicht die ursprüngliche Bedeutung der Porenrauten, sondern nur eine sekundär erworbene sei. Wenn er also an anderer Stelle (l. c. 1 pag. 155) sagt: »endlich erinnert der Madreporit von *Cystocidaris* mit seiner auffallenden Lage sehr an die isolirten Porenrauten der Cystideen«, so scheint er mir das Allereinfachste mit dem Komplizirtesten, das sehr Ursprüngliche mit dem höchst Veränderten zu vergleichen. Das *Tertium comparationis* ist offenbar nur die nicht apicale Lage beider Bildungen, sonst fehlt jede Beziehung oder auch nur Ähnlichkeit der Madreporenplatte der *Cystocidaris* zu Porenrauten der Cystideen, die oben- und unten bis jetzt immer noch problematische Bildungen sind und den höchst entwickelten, nicht den einfachsten Cystideen zukommen. Bei letzteren ist überhaupt nichts über die Ausmündung des Wassergefäßsystems bekannt.

Ich habe versucht, den Nachweis zu führen, dass *Cystocidaris* ein echter Seeigel ist, der keine spezifischen Cystideenmerkmale an sich trägt und nur durch den Klappenverschluss seines Afters mit jener Klasse eben so gut aber mit gewissen Holothuriern in einem unwesentlichen Punkte eine gar nicht einmal schärfer durchführbare Übereinstimmung zeigt. Ein echter Seeigel mit Madreporenplatte mit Ambulacralplatten, welche das Ambulacralgefäß von außen bedecken und von Poren zum Durchtritt der Füßchen durchbohrt sind.

Wenn ich auf alle diese Erwägungen hin bestreite, dass *Cystocidaris* zu den Cystideen hinüberleitet, so besteht für mich andererseits gar kein Zweifel, dass *Cystocidaris* einen außerordentlich alten, ursprünglichen Echinoidentypus repräsentirt. Dafür spricht die noch sehr unregelmäßige Anordnung seiner Platten, dafür besonders die excentrische Lage seines Afters und seiner Madreporenplatte. Wenn man, wie ich, alle Echinodermen von festsitzenden Formen ableitet, und selbstverständlicherweise die Längsachse durch den Mund und die Anwachsungsstelle legt, so ergibt sich daraus die Nothwendigkeit, dass in diesem phylogenetischen Stadium After und Madreporenplatte nicht an dem festgewachsenen Scheitelpol, sondern excentrisch gelegen haben müssen. Hierfür spricht auch die Entwicklungsgeschichte. Bei sämtlichen Echinodermen rückt After und Madreporenplatte erst sekundär in den Apicalpol, oder, anders ausgedrückt, wird die Stelle, wo sich in der Larve diese Theile finden, erst durch sekundäre Verschiebung zum Scheitelpol. Es scheint mir nun sehr wahrscheinlich

zu sein, dass wir in *Cystocidaris* ein phylogenetisches Stadium dieser ursprünglich excentrischen Lagerung von After und Madreporenplatte bei Echinoiden vor uns haben. Bei den übrigen Palechinoiden hat dann schon das ursprüngliche Verhältnis dem abgeleiteten, der apicalen Lage von Madreporenplatte und After Platz gemacht. Wie wir wissen, kann dann wieder sekundär bei den irregulären Euechinoiden der After den Scheitelpol verlassen. Wir haben also scharf zwischen einer primären und sekundären Excentricität des Afters zu unterscheiden.

Zusammenfassend dürfen wir, glaube ich sagen, dass fossile Übergangsformen zwischen Cystideen, Seesternen und Seeigeln<sup>1</sup> nicht vorhanden sind. Bei schärferer Beleuchtung lösen sich die scheinbaren Übereinstimmungen in schattenhafte äußerliche Ähnlichkeiten auf oder verschwinden ganz, während die fundamentalen Differenzen bestehen bleiben und noch deutlicher hervortreten. Alles deutet darauf hin, dass die Divergenz der freilebenden Klassen von den Pelmatozoen erfolgt ist, ehe letztere noch ein festverbundenes Skelet entwickelt, die ursprüngliche Einfachheit in der Ausmündung des Wassergefäßsystems verloren hatten, mit einem Worte als das indifferente *Pentactula*-ähnliche Stadium noch in keinem wesentlichen Punkte verlassen war.

### Mundskelet der Seeigel und Holothurien.

Die Vergleichung des Kalkringes der Holothurien mit gewissen Theilen des Seeigelskelettes ist ein Problem, das schon im Anfange des Jahrhunderts die Morphologen beschäftigt hat. BOHADSCH verglich den Kalkring der Holothurien mit den Zähnen der Seeigel. CUVIER<sup>2</sup> erklärte sich gegen die Ansicht, dass der erstere etwas mit Kauwerkzeugen zu thun habe, und sah ihn, eben so wie TIEDEMANN<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Ich kann es mir wohl versagen, hier auch noch auf *Palaeodiscus ferox* einzugehen, der zwischen Seeigeln und Seesternen vermitteln soll, da W. THOMSON (l. c.) selbst erklärt: »a series of more complete Specimens is necessary for the full elucidation of its structure and affinities«. Wie vieldeutig übrigens alle diese Vermittelungen sind, kann man daraus ersehen, dass *Palaeodiscus* nach NEUMAYR als ein Vermittler zwischen Seeigeln und Asteriden, gleichzeitig aber »nicht ohne eine gewisse Berechtigung« als ein vermittelnder Typus zwischen Asteriden und Ophiuriden zu betrachten ist.

<sup>2</sup> CUVIER, Lecons d'anat. comp. III. pag. 336.

<sup>3</sup> TIEDEMANN, Anatomie der Röhrenholothurie etc. Heidelberg 1820.

als ein Rudiment der Schale an. Ihnen schloss sich MECKEL<sup>1</sup> zunächst an, neigte aber später wieder der Ansicht zu, dass der Ring zwar nicht den Zähnen aber den Kiefern der Seeigel zu vergleichen sei. Letztere Homologie wurde von J. MÜLLER<sup>2</sup> weiter ausgeführt und begründet. MÜLLER verglich die fünf radialen Stücke des Knochenringes der Holothurien mit den Rotulae der Seeigel, die fünf interradialen Stücke mit den Epiphysen. Die Epiphysen bilden zusammen mit den Rotulae bei Echinus einen geschlossenen Kranz, bei den Cidariden ist dieser Kranz unterbrochen, da bei ihnen die Fortsätze der beiden Epiphysen eines Kieferpaares an der Basis des Kiefers nicht zu einem Bogen verbunden sind.

BAUR<sup>3</sup> erhob einige allerdings recht allgemein gehaltene Einwände gegen diesen Vergleich, und ging auf die CUVIER-TIEDEMANN'sche Ansicht zurück, ohne jedoch den Versuch zu machen, die Bedenken zu widerlegen, die J. MÜLLER gegen dieselbe erhoben hatte. Die meisten Autoren sind seitdem BAUR gefolgt. Neuerdings haben aber P. und F. SARASIN<sup>4</sup> den MÜLLER'schen Vergleich wieder aufgenommen, ohne indessen der Frage im Einzelnen näher zu treten und die bis jetzt noch unwiderlegten Einwände BAUR's zu entkräften. Eine dritte Ansicht habe ich selbst schon seit längerer Zeit vertreten, die nämlich, dass die Einwände gegen die eine wie die andere Homologisirung gerechtfertigt sind, und dass bei genauerem Eingehen auf die Topographie und Bedeutung der Theile und bei Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte sich das Resultat ergibt, dass ein Äquivalent des Holothurienkalkringes im Echinidenskelet überhaupt nicht aufzufinden ist.

Es sei mir gestattet, hier kurz meine Gründe zu wiederholen und zu ergänzen.

Die Vergleichung des Kalkringes mit den Zähnen ist schon früh als gänzlich undurchführbar aufgegeben worden, es bliebe also die Vergleichung des Ringes mit dem eigentlichen Kiefergertät einerseits, einem Theil der Schale und den Aurikeln andererseits zu erörtern.

Von diesen beiden Vergleichungen will ich die letztere als die leichter zu widerlegende zuerst besprechen.

<sup>1</sup> J. F. MECKEL, System der vergleichenden Anatomie. 2. Theil. 1. Abth. 1824. pag. 44.

<sup>2</sup> l. c. pag. 73.

<sup>3</sup> A. BAUR, Beiträge zur Geschichte der Synapta digitata. Nova acta L. C. Dresden 1864. Bd. XXIII.

<sup>4</sup> l. c. pag. 97 und 139.

Bei dieser Vergleichung ist zunächst festzustellen, was denn als das Wesentliche angesehen werden soll, der Brückenbogen der Aurikel oder der Schalentheil, dem dieselben aufsitzen.

Das Bestimmende bei der Vergleichung war die Lage der Körperwassergefäße und Nerven zu den zu vergleichenden Bildungen. Bei den Holothuriern treten Wassergefäße und Nerven über den Kalkring und nur bei einigen Synaptiden findet sich das Verhältnis, dass diese Theile nicht durch Rinnen über, sondern durch Löcher durch den Kalkring treten. Durch Zustände, wie wir sie bei *Chirodota venusta*<sup>1</sup> finden, eben so wie durch die Entwicklungsgeschichte der *Synapta digitata* wird bewiesen, dass letzteres Verhältnis auch bei den Synaptiden ein sekundäres ist. Bringen wir nun die Aurikel nebst ihren Fußstücken in die gleiche Lage, so sehen wir ohne Weiteres, dass nur der eigentliche Aurikelbogen mit dem Kalkring verglichen werden kann, nicht der Schalentheil, dem die Aurikel aufsitzen.

Wir müssen also den Schalentheil als Vergleichsobjekt ganz fallen lassen. Denn ganz abgesehen von dem Umstande, dass, wie J. MÜLLER hervorhob, jene Platten, unter denen die Gefäße und Nerven hindurchtreten, bei den Echiniden stets paarig sind, die ähnlich gelagerten Kalkringstücke stets unpaar, das Lageverhältnis selbst ist ein so fundamental verschiedenes, dass bei der Vergleichung nur noch der Brückenbogen der Aurikel selbst in Frage kommen kann, nichts Anderes.

Legen wir uns nun aber zunächst die Frage vor: Was stellen die Aurikel vor. Die vernunftgemäße Antwort wird lauten: Die Aurikel sind Skeletvorsprünge, die zum Ursprünge von Muskeln bestimmt sind, es sind Muskelapophysen. Dass sich in dieser Definition nicht nur die funktionelle, sondern auch die genetische Bedeutung dieser Gebilde widerspiegelt, das beweist die vergleichende Anatomie. Die Aurikel sind in einer Reihe von Fällen (Cidariden, einige Clypeastroideen, wie *Mellita* und *Echinocyamus*) Apophysen der Interambulacralplatten, in einer anderen Reihe von Fällen (Echiniden, gewisse andere Clypeastroideen, wie *Clypeaster* und *Arachnoides*) Fortsätze der Ambulacralplatten. Bei einigen Scutelliden die ein sehr wohl entwickeltes Gebiss besitzen, wie *Echinocyamus*<sup>2</sup>,

<sup>1</sup> R. SEMON, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. VII. 1887. pag. 401.

<sup>2</sup> L. AGASSIZ, Monographies d'Echinodermes viv. et foss. II. Monographie. Scutelles. 1841. cf. Tab. 27.



wird gar kein Brückenbogen gebildet, Aurikel sind zwar vorhanden und ganz wohl ausgebildet, jede Beziehung zu Wassergefäßen und Nerven aber fehlt.

Mit der Rückbildung des Kieferskelettes und damit der Muskulatur, die von den Aurikeln ihren Ursprung nahm, sehen wir denn auch bei den Spatangoiden die Aurikel gänzlich verschwinden, obwohl sich die Dinge in Bezug auf Nerven und Gefäße dadurch doch nicht ändern, ein weiterer Beweis dafür, dass genetisch und funktionell die Beziehungen der Aurikel zu der Muskulatur primäre, zum Wassergefäß- und Nervensystem aber sekundäre oder besser bloß accidentelle sind.

Gerade umgekehrt verhält sich die Sache bei den Holothuriern. Hier zeigt uns die Entwicklungsgeschichte auf das deutlichste, dass der Kalkring in allerinnigster Beziehung zum Wassergefäßsystem sich bildet. Wenn das Hydrocoel noch frei im Mesenchym liegt, entstehen fünf Kalkringglieder als Stützen der Primärausstülpungen. Die fünf Kalkringstücke für die Primärtentakel vermehren sich mit den Tentakeln sekundär auf zehn; bei den Synaptiden kann die Zahl weiter, entsprechend der Zunahme der Tentakel, auf 12 und 15 und mehr vermehrt werden<sup>1</sup>. Nur fünf von diesen zahlreichen Gliedern treten jemals in irgend welche Beziehungen zur Muskulatur.

Wie wir sahen, waren bei Echiniden die Beziehungen der Aurikel zu Wassergefäßen und Nerven nur accidentelle und inkonstante; jene Bildungen standen dagegen zur Muskulatur in einem vollkommenen Abhängigkeitsverhältnis und dürfen meiner Ansicht nach ganz einfach als Muskelapophysen der adoralen Coronalplatten bezeichnet werden. In jeder Beziehung umgekehrt verhalten sich die Kalkringglieder der Holothuriern. Rechnet man dazu, dass letztere Bildungen, ursprünglich in Fünffzahl vorhanden, später auf 10, 12 oder 15 vermehrt, sich doch stets als unpaare Theile darstellen, die fünf Aurikel dagegen als Fortsätze entweder der Ambulacral- oder Interambulacralplatten (besonders schön sieht man dies bei *Echinocyamus*) im Grunde als paarige Bildungen zu betrachten sind und sich als solche auch ohne Zweifel bei entwicklungsgeschichtlicher Untersuchung ausweisen werden, so kann man meiner Ansicht nach nur zu dem Schlusse kommen, dass eine Homologie nicht nur nicht bewiesen, sondern in höchstem Grade unwahrscheinlich ist.

<sup>1</sup> In seltenen Ausnahmefällen findet die Vermehrung nicht in gleichem Verhältnis mit der Vermehrung der Fühler statt, z. B. bei *Chirodota incongrua* und *Ch. liberata*.

Die Vergleichung des Kalkringes mit Theilen des Kieferskelettes, die von J. MÜLLER vertreten wird, ist meiner Ansicht nach schon etwas eher annehmbar. Bei schärferem Zusehen aber ergibt sich, dass auch sie an innerer Unwahrscheinlichkeit leidet.

Bei der Erörterung dieser Frage stelle ich mich einmal in der Bezeichnung dessen, was bei Holothurien radial und interrarial zu nennen ist, auf den MÜLLER'schen Standpunkt, obwohl, wie oben in dem Kapitel über das Wassergefäßsystem ausgeführt ist, dieser Punkt noch lange nicht endgültig festgestellt ist.

MÜLLER also vergleicht die sogenannten Radialglieder des Kalkringes mit den Rotulae, die sogenannten Interrarialglieder mit den Epiphysen der Laterne.

Schneiden wir uns diese Theile aus einer Laterne heraus, so erhalten wir ein Präparat, das trotz mancher Differenzen einem Holothurienkalkringe gar nicht unähnlich sieht. Sehr gut stimmt auch die Lage des Wassergefäßsystems zu beiden Bildungen überein, da bekanntlich die Ambulacralgefäße der Echiniden direkt über die Rotulae herüber nach außen laufen. Hier aber kommen wir schon zu dem ersten Einwande, der den Kern der allgemein gehaltenen Einwürfe BAUR's über die ungleiche Lage des Nervensystems bildet.

Die Ambulacralgefäße der Echiniden werden nämlich bei ihrem Übertritt über<sup>1</sup> die Rotulae nicht von den fünf Ambulacralnerven begleitet wie die Körperwassergefäße der Holothurien bei ihrem Übertritt über den Kalkring. Die Nerven treten vielmehr eine beträchtliche Strecke höher oben<sup>1</sup> über die Bänder, welche die Spitzen je zweier Pyramiden vereinigen<sup>2</sup>.

Dieses ist nun in gewisser Beziehung eine bemerkenswerthe Differenz. Der Nervenring liegt bei den Seeigeln im Inneren des Kiefergertüstes, wie bei den Holothurien im Inneren des Kalkringes. Dass er dabei den Kiefern (Alveolen, Pyramiden) selbst anliegt und nicht den Epiphysen und Rotulen, halte ich für mehr nebensächlich, da Kiefer und Epiphysen innig zusammengehören, und MÜLLER eben so gut die gesamte zusammengehörige Bildung mit den sogenannten Interrarialtheilen des Holothurienkalkringes hätte vergleichen können als die isolirten Epiphysen.

Dass aber die Nerven nicht wie bei den Holothurien in ihrem

<sup>1</sup> Hier ist der Seeigel behufs Vergleichung mit der Holothurie immer mit dem Oralpol nach oben orientirt zu denken.

<sup>2</sup> Cf. A. KROHN, Über die Anordnung des Nervensystems der Echiniden und Holothurien. MÜLLER's Archiv. Bd. VIII. 1841. pag. 3.

Verlauf zu den Radialtheilen, den Rotulae, in irgend welche Beziehungen treten, sondern in vollkommener Unabhängigkeit von denselben über besondere, die Kiefer verbindende Bänder laufen, schließt meiner Ansicht nach die Möglichkeit aus, die Verhältnisse der Echiniden von den Holothuriern abzuleiten. Es ist nicht glaublich, dass die Beziehung, die bei den Holothuriern Wassergefäße und Nerven zum Kalkringe eingegangen sind und zwar schon bei den einfachsten indifferentesten Formen, wie *Chirodota venusta*, sich zwar für die Wassergefäße erhalten, für die Nerven aber sekundär gelöst hat, so dass mitten zwischen die innig vereint über die Ringglieder verlaufenden Gefäße und Nerven sich ansehnliche Muskeln eingeschoben haben.

Auf der anderen Seite wird durch diese Differenz keineswegs die Möglichkeit ausgeschlossen, dass die Zustände, die wir bei Holothuriern finden, aus den, was die Topographie des Wassergefäß- und Nervensystems anlangt, mehr indifferenten der Echiniden hervorgegangen sind. Auch diese Eventualität ziehe ich in Betracht, da ich die Vergleichung ganz frei für sich, losgelöst von der Berücksichtigung der Verwandtschaft beider Klassen anstellen will.

Wenn es aber in der That ganz wohl möglich ist, die Lagerungsverhältnisse der Nerven und Wassergefäße der Holothuriern aus den bei Echiniden beobachteten Zuständen hervorgegangen zu denken, ist es auf der anderen Seite ganz unwahrscheinlich, die Skelettheile selbst, wie wir sie bei Holothuriern finden, aus den entsprechenden Gebilden der Echiniden abzuleiten. Man kann sich wohl vorstellen, dass die Zähne verschwinden, die Rotulae und eigentlichen Kiefertheile dann einfache Gestalt annehmen. Dass aber aus diesen recht ungleichartigen Gebilden zehn vollkommen gleichartige werden sollen, wie bei *Chirodota venusta*, obwohl letztere zehn Theile in ihren Leistungen und ihren Lageverhältnissen durchaus nicht gleichartigen Bedingungen unterliegen, sondern zum Theil Nerven und Gefäße über sich treten lassen und Muskeln zum Ansatz dienen, zum anderen Theile aber nicht, das ist meiner Meinung nach mehr wie unwahrscheinlich. Die einfachste Überlegung spricht dafür, in den Verhältnissen von *Chirodota venusta* den Ausgangspunkt einer sich in der Klasse der Holothuriern noch um ein Geringes complicirenden Bildung zu erblicken, nicht das Produkt einer durch nichts zu erklärenden Reduktion.

Ich habe versucht vergleichend anatomisch nachzuweisen, dass es weder möglich ist das Kiefergerüst als eine Umbildung des Kalk-

ringes, noch auch umgekehrt den Kalkring als ein rückgebildetes Kiefergertüst aufzufassen. Beides sind meiner Ansicht nach selbständige Bildungen: der Kalkring in erster Linie ein Stützapparat des den Holothurien in dieser Ausbildung eigenthümlichen Tentakelsystems; das Kiefergertüst eine im Anschluss an die Zähne entstandene Bildung, die mit letzteren, wie die Spatangoiden zeigen, steht und fällt.

P. und F. SARASIN, welche die Echiniden von Holothurien abzuleiten versuchen, sind in ihrer mehrfach citirten ausgezeichneten Arbeit auf die MÜLLER'sche Vergleichung des Kalkringes mit dem Kiefergertüst zurückgekommen und zwar im Anschluss an die Vergleichung der Muskulatur, die mit den beiderartigen Bildungen in Beziehung tritt. Dass die Vergleichung des Kalkringes mit dem Kieferskelet aus topographischen Gründen undurchführbar ist, gerade wenn man den Kalkring als Ausgangspunkt wählt, ist oben gezeigt worden. Es verlohnt sich aber der Mühe, noch etwas näher auf die Muskelvergleichung einzugehen. Gerade hier wird sich bei schärferer Prüfung zeigen, dass die Muskelvergleichung die Homologisirung jener Theile nicht stützt, sondern ihr im Gegentheil noch mehr den Boden entzieht.

P. und F. SARASIN sagen: »Der Schlundtheil des Holothuriendarmes wird bekanntlich von einem meist aus zehn Stücken bestehenden Kalkring umgeben, an dessen radial gelegenen Theilen sich bei vielen Formen die vorderen Enden der Längsmuskeln inseriren. Komplirter wird das Verhältniss bei den dendrochiroten Holothurien und einigen Molpadiden, indem sich bei diesen schon in einiger Entfernung vom Kalkring besondere Bündel von den Längsmuskeln abspalten, welche die Leibeshöhle durchsetzen und sich an die Radialstücke anheften. Es sind dies die sogenannten Retraktoren des Schlundkopfes. Nach Abgabe der Retraktoren verlaufen die Längsmuskeln noch bis ans Vorderende des Körpers, aber ohne sich am Kalkring zu inseriren<sup>1</sup>. Sie sind dann meistens viel schwächer als die Rückziehmuskeln, die sich von ihnen abgespaltet haben.

»Ein ganz ähnliches Verhältniss haben wir auch bei Asthenosoma; hier sahen wir die Längsmuskeln an die aborale Seite der Aurikel sich inseriren und von den adoralen Aurikelflächen die Muskeln der

<sup>1</sup> Letztere Angabe, die von SEMPER und LAMPERT herrührt, wird neuerdings von H. LUDWIG (BRONN's Klassen und Ordnungen. Bd. II. Abtheil. 3. Echinodermen. Heidelberg 1889. pag. 89) als irrthümlich bezeichnet.

Buccalmembran entpringen. Außerdem gehen aber von derselben Fläche fünf Paare starker, schief abwärts an die Laterne laufender Retraktoren aus. Wir glauben, dass man diese zehn Retraktoren als Abspaltungen von den Längsmuskeln betrachten und somit den von den Längsmuskeln gewisser Holothurien sich abzweigenden Rückziehmuskeln des Schlundkopfes gleichsetzen darf. — — —

»Die bei den Seeigeln zwischen den Aurikeln entspringenden Vorstoßmuskeln der Laterne werden wohl als neuer Erwerb dieser Gruppe aufzufassen sein.

»Die Rückziehmuskeln der Laterne bleiben auch bei den hart-schaligen Seeigeln erhalten, bei welchen, wie wir oben sahen, die Längsmuskeln selbst, durch Erstarrung des Panzers unmöglich gemacht, verschwanden und nur noch durch Reihen von Bindegewebsbündeln angedeutet erscheinen.«

Diese Ausführungen klingen zunächst recht plausibel. P. und F. SARASIN haben aber eine Differenz übersehen, die morphologisch von der allergrößten Bedeutung ist.

Die Längsmuskeln beziehentlich Retraktoren der Holothurien setzen sich an die sogenannten »Radialstücke« des Kalkringes, also an Theile, die in denselben Radien des Körpers liegen, wie sie selber.

Die Retraktoren der Echiniden und Echinothuriden dagegen entspringen von den Aurikeln, also radial gelegenen Theilen, sie inseriren aber an den Kiefern (Alveolen, Pyramiden), die bekanntlich interradiale Lage haben. Um mit den Holothuriemuskeln überhaupt vergleichbar zu sein, müssten die Echinidenretraktoren an den Rotulae oder den letzteren zugehörigen Theilen, wie den Radii (Compassen) der Echiniden inseriren. Dies thun sie aber nicht, und somit verschwindet meiner Ansicht nach jede Möglichkeit einer Homologisirung.

Bei den Echiniden inseriren an den radial gelegenen Compassen (Radii, die den Rotulae aufsitzen) fünf Paar Muskeln, aber diese entspringen ihrerseits zwischen je zwei Aurikeln, und zwar genau interr radial. Auch hier wäre also keine Vergleichung mit Holothuriemuskeln möglich.

Die Vorstoßmuskeln der Laterne der Seeigel endlich sind nach P. und F. SARASIN's eigenem Zeugnis »als ein neuer Erwerb dieser Gruppe aufzufassen« und vollends mit keinem Theile der Holothuriemuskulatur zu vergleichen. Wie wir uns also auch wenden: überall begegnen wir bei genauerem Zusehen deutlicher Ungleichartigkeit

und wir können auch die Muskelverhältnisse als einen weiteren Beweis dafür betrachten, dass der Kalkring der Holothurien und der Kanapparat der Seeigel selbständig entstandene und nur in Folge ihres radialen Baues und ihrer Beweglichkeit ähnliche, keineswegs aber homologe Gebilde sind.

### Vergleichung der Platten am Apicalpol.

Der Versuch, eine Vergleichung der Platten am Apicalpol der verschiedenen Echinodermenplatten durchzuführen, rührt bekanntlich von LOVÉN<sup>1</sup> her, der übrigens schon einige Vorläufer gehabt hat. P. H. CARPENTER<sup>2</sup> nahm diesen Gedanken auf, und diesem hervorragenden Morphologen gebührt das Verdienst, die angenommene Homologie nach allen Richtungen hin durchgearbeitet, vor Allem auch entwicklungsgeschichtlich geprüft zu haben. A. AGASSIZ, LUDWIG, PERRIER und SLADEN und viele Andere nahmen zu dieser Frage Stellung.

Trotz zahlreicher Differenzen in einzelnen Punkten standen aber alle diese Forscher auf dem gemeinsamen Boden, die hervortretende Ähnlichkeit des Apicalpols der verschiedenen Klassen als den Ausdruck einer wahren Homologie der ihn zusammensetzenden Elemente zu betrachten. Dies war die Voraussetzung, von der man hier wie bei den anderen oben besprochenen Vergleichen des Echinodermenskelettes ausging, ohne die Berechtigung dieser Annahme einer weiteren Prüfung zu unterwerfen.

In dieser principiellen Frage wurde nur von einer Seite aus ein Widerspruch laut, und zwar von paläontologischer. NEUMAYR<sup>3</sup> nämlich wies darauf hin, dass in älteren Schichten immer größere Abweichungen von demjenigen Typus des abactinalen Systems zu beobachten wären, der nach den embryologischen Untersuchungen als der normale zu betrachten wäre. »Alle geologisch alten Formen sprechen in entschiedenster Weise gegen die Auffassung, dass eine Apexentwicklung, wie sie bei *Salenia* persistirt, als typisch für die ganze Abtheilung der Seeigel betrachtet werden könne; wenn man aus den vorhandenen paläontologischen Daten einen positiven Schluss

<sup>1</sup> SVEN LOVÉN, *Études sur les Echinoidées*. Kongl. Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar. Bd. II. No. 7. Stockholm 1874.

<sup>2</sup> P. H. CARPENTER, *Quart. Journ. of Microscop. Science*. Vol. 18, 19, 20, 22.

<sup>3</sup> l. c. 1.

ziehen will, so muss er dahin gehen, dass der Apex von *Palaeochinus elegans* mit drei zehnzähligen Kränzen jedenfalls der Grundform näher stehe, als derjenige von *Salenia*. Damit fällt auch der Boden für die Detailparallelisirung einzelner Plattengruppen am Echinoidenscheitel und Crinoideenkelch und damit überhaupt jede nahe Homologie zwischen Crinoideen (Eucrinoiden) und Seeigeln weg.«

Ich selbst wurde in meiner Arbeit über die Entwicklung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen aus Gründen allgemeinerer Natur zu ganz ähnlichen Schlüssen geführt wie NEUMAYR. Aus dem Umstande, dass die Homologie im Grunde nur auf die Fünfzähligkeit und radiäre Anordnung der Theile am Apex begründet sei, dass diese für die Echinodermenklasse charakteristische Anordnung nothwendigerweise zu einer allgemeinen Ähnlichkeit gewisser Körperbezirke führen muss, ohne dass deshalb homophyletische, wirklich homologe Bildungen vorzuliegen brauchen, dass endlich die Detailvergleiche so große Schwierigkeiten bietet, dass so viele verschiedene Ansichten bestehen, als Forscher über diesen Punkt gearbeitet haben, aus all dem schloss ich, dass nur Analogien, keine wahren Homologien vorlägen, dass letztere jedenfalls erst als solche zu begründen seien.

Ich habe damals die ganze Frage nicht ausführlicher erörtert und habe nicht versucht, die Unhaltbarkeit der Homologisirung im Detail nachzuweisen, sondern nur im Allgemeinen die Gesichtspunkte dargelegt, die mich bewogen, an der Richtigkeit der bisherigen Vergleiche des Scheitelpols der Crinoideen, Echinoiden, Asteroiden und Holothurien zu zweifeln und eine tiefere Begründung<sup>1</sup> als nothwendig zu bezeichnen.

Durch Einnahme dieses Standpunktes trat ich mit allen Zoologen, die dem Gegenstande ihre Aufmerksamkeit zugewendet hatten, und mit Ausnahme NEUMAYR's auch mit den Paläontologen in Gegensatz. Nur ein Zoologe, HAMANN, schien mir, wie ich mit Freude bemerkte, eher an der Berechtigung der Homologisirung zu zweifeln, als dieselbe für eine ausgemachte Thatsache zu halten, da er in seinem 1887 erschienenen dritten Hefte der »Beiträge zur Histologie der Echinodermen« schreibt: »Nimmt man noch hinzu, dass gegen die Homologisirung der Basaltäfelchen des Crinoidenkelches mit den Scheitelpplatten der Echiniden (H. CARPENTER) gewichtige Bedenken erhoben

---

<sup>1</sup> Über diesen Punkt siehe weiter unten.

worden sind, so nimmt die Wahrscheinlichkeit zu Gunsten der Ableitung der Echiniden von den Crinoideen noch mehr ab.«

Wie ich aber sehe, habe ich mich getäuscht, denn in dem vierten 1889 erschienenen Hefte der »Beiträge zur Histologie der Echinodermen« schreibt HAMANN, ohne etwa uns darüber zu unterrichten, dass er mittlerweile seinen Standpunkt gewechselt hat: »Was die Homologien der Kalkplatten anlangt, so sind die berühmten Untersuchungen LOVÉN's und die nicht minder klaren und ausgezeichneten Resultate P. H. CARPENTER's diejenigen, welche heut zu Tage in Geltung sind. Freilich hat SEMON Recht, wenn er sagt, dass die Frage noch gar keiner ernstlichen Diskussion unterzogen sei, ob echte Homologien vorhanden seien. Das gelte als ausgemacht. Wer sich je mit diesen Bildungen beschäftigt hat, für den gelten die Homologien allerdings für ausgemacht.«

Übrigens erschien beinahe gleichzeitig mit meiner Abhandlung die Echinothuridenarbeit von P. und F. SARASIN, in der die Frage noch einmal einer gründlichen Prüfung unterzogen und das Vorhandensein von Homologien keineswegs als ausgemacht vorausgesetzt wurde. In dieser bedeutungsvollen Arbeit zeigten P. und F. SARASIN, dass sich auch vergleichend-embryologisch der Nachweis führen lasse, dass das Apicalbild, wie es als typisch für sämtliche Seeigel angenommen worden war, eine ganz junge Bildung sei, die sich erst Schritt vor Schritt in der Reihe der Acrosalenien herangebildet hat. Sie fehlt den älteren Seeigeln, sowohl den Palaeoechinoiden als auch den Echinothuriden, Cidariden und Diademiden, mit einem Worte den »Praesalenien«, da dieselben eine Subanalplatte weder im ausgebildeten Zustande besitzen, noch auch, so weit man ihre Entwicklung kennt, eine solche in ihren Jugendstadien hervortreten lassen. Selbst bei Salenia wird in den jüngsten Stadien das Analsystem nicht von einer, sondern von acht Platten bedeckt. »Der Apex der jungen Echiniden ist, in so fern er die Subanalplatte aufweist, nicht ein »Crinoidenphantom«, sondern ein Salenidenbild, d. h. diejenigen Echiniden, welche in der Jugend ihr Analfeld von einer einzigen oder von einer ganz geringen Zahl relativ großer Platten bedeckt zeigen, durchlaufen ein Salenidenstadium, sie stammen also von Saleniden ab; es war ein Irrthum, hinter der Subanalplatte eine Crinoidenverwandtschaft zu suchen, und wie wir früher gesehen haben, gelang es auch nicht, die Anknüpfungspunkte zu finden; sie bedeuten vielmehr eine Salenidverwandtschaft, und damit hat sich auch das biogenetische Gesetz glänzend bewährt. Wir gehen so weit, die Echinothuriden, Cidariden,



Diademiden und alle diejenigen Formen, welche in ihrer Jugend die Subanalplatte nicht aufweisen, als Praesaleniaden zu bezeichnen. Dann folgt das Geschlecht der Saleniden, in dessen Stammesgeschichte sich die so verführerische Subanalplatte langsam herabbildete, und endlich bezeichnen wir alle jüngeren Descendenten, welche in ihrer Jugend den Salenidenstempel tragen, als Salenigonen, indem wir sie für Descendenten der Saleniden halten. Die paläontologischen Erfahrungen decken sich mit dieser Auffassung sehr wohl.«

»Nach dem ‚Crinoidenphantom‘ wurde unter den Asteriden und Ophiuriden eifrig gesucht. Die Resultate sind aber nicht befriedigend ausgefallen; man fand concentrisch um den Dorsalpol in der Fünffzahl angeordnete Platten; das ist aber im Grunde Alles.«

P. und F. SARASIN schließen mit dem Satze, dass, wenn wir unter diesen höchst variablen Plattenanordnungen nach einer bestimmten phylogenetisch verwertbaren Regel suchen wollten, wir jenem Knaben gleichen würden, der dem Regenbogen nachlief, um seine Farben zu holen.

Die paläontologischen, anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Vergleichen NEUMAYR's und P. und F. SARASIN's machen es in hohem Maße wahrscheinlich, dass es sich bei der Ähnlichkeit des Crinoideen- und Echinidenapex um eine bloße Konvergenzerscheinung, die sich bei relativ jungen Formen entwickelt, nicht um wirklich homologe, homophyletische Bildungen handelt. Noch mehr gilt das für Asteriden und Ophiuriden, wo die Übereinstimmung sogar äußerlich viel weniger hervortritt.

CARPENTER könnte sich aber mit Recht darüber beklagen, dass eine Begründung für seine Homologisirung, auf die er viel Werth legt und die auch von SLADEN<sup>1</sup> und BURY<sup>2</sup> eingehend berücksichtigt wird, von keinem der Gegner seiner Anschauungen auch nur erwähnt wird. Auch ich habe CARPENTER nicht Gerechtigkeit widerfahren lassen, als ich den Ausspruch H. LUDWIG's ohne weiteren Kommentar citirte: »Irgend welche unmittelbaren Beziehungen zu den inneren Organen des Thierkörpers sind bei dieser lediglich auf die räumliche Anordnungsweise jener Platten gegründeten Homologisirung nicht in Betracht gezogen worden.«

Nun ist allerdings die Homologisirung nicht lediglich auf die

<sup>1</sup> W. PERCY SLADEN, On the homology of the primary larval plates in the test of the branchiate Echinoderms. Quart. Journ. Micr. Sc. Jan. 1884.

<sup>2</sup> l. c.

räumliche Anordnung der Platten gegründet, sondern CARPENTER basirt die Homologie in erster Linie auf die Thatsache, dass die Genital- und Ocellarplatten der Seeigel, die Basalia und Radialia der Crinoideen, die entsprechenden Platten der Asteriden und Ophiuriden, kurz die Platten des Apicalsystems im Umkreise über der rechten Coelomtasche angelegt werden, während sich die Oralialia der Crinoideen und Holothurien in einer ähnlichen Spirale um die linke Coelomtasche entwickeln. BALFOUR<sup>1</sup> bemerkt hierzu: »CARPENTER sucht seine Homologien auf das Verhältnis der Platten zu den ursprünglichen Peritonealblasen zu gründen, und ich bin geneigt, diese Methode der Behandlung der Frage für die richtige zu halten.« Das ist jedenfalls ein bedeutungsvolles Zeugnis, aber ich glaube, dass, wenn wir die interessanten Facta, von denen CARPENTER ausgeht, von etwas anderem Gesichtspunkt aus betrachten, der Werth des CARPENTER'schen Arguments für die Entscheidung der Homologie ein ganz anderer wird, als von CARPENTER, BALFOUR, SLADEN, BURY und Anderen angenommen worden ist.

Ich will gar nicht darauf eingehen, dass die erwähnten Forscher unter sich noch keineswegs darüber einig sind, welche Platten in den verschiedenen Gruppen denn nun einander entsprechen. Haben wir die Ocellarplatten der Echiniden als erste Radialia oder als Terminalia zu betrachten und fehlen den Echiniden ganz und gar die ersten Radialia? Besitzen andererseits die Crinoideen überhaupt Terminalia? Hier liegt eine bedeutende Schwierigkeit, selbst wenn man sich ganz auf den Boden der CARPENTER'schen Vergleichung stellt. Denn wenn durch P. und F. SARASIN gezeigt ist, dass die Subanalplatte der Echiniden erst in der Gruppe der Saleniaden aus vielen kleineren Plättchen zu einem größeren Stücke verschmilzt und mithin keinesfalls mit einer centralen Platte der Crinoideen homolog sein kann, wenn zwei eifrige Anhänger CARPENTER's wie SLADEN<sup>2</sup> und BURY<sup>3</sup> die Terminalia der Asteroiden und Ocellarplatten der Echiniden für nicht homolog den ersten Radialia der Crinoideen halten und zugestehen, dass diese Platten bei den Crinoideen keine Repräsentanten haben, was bleibt dann noch als homolog im Crinoideen- und Echinoidenapex übrig? Nur noch die Genitalplatten der Echiniden, die den Basalia der Crinoideen homolog sein könnten. Das ist aber Angesichts der sonstigen Nichtübereinstimmung herzlich wenig.

<sup>1</sup> BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsche Übersetzung. Bd. I. pag. 640. Jena 1880.

<sup>2</sup> l. c. pag. 9.      <sup>3</sup> l. c. pag. 442.

Aber prüfen wir einmal genauer das Wesen des CARPENTER'schen Arguments. Es wird behauptet, dass die Skeletplatten mit den Coelomtaschen in einem gewissen Verhältnis stehen. Drücken sich in diesem Verhältnis unmittelbare Beziehungen der Skeletelemente zu den inneren Organen des Thierkörpers, die LUDWIG in der CARPENTER'schen Homologisierung vermisste, wirklich aus? Ich glaube davon kann keine Rede sein. Mit dem Ausdruck »developed round the right« oder »the left enterocoel« ist eine bloße Lagebeziehung ausgedrückt. Irgend welcher konstante Zusammenhang zwischen Enterocoel und Skeletplatten fehlt durchaus. Die Platten liegen im Allgemeinen eine Strecke weit über dem Enterocoel, von demselben durch Mesenchymgewebe getrennt. Natürlich kann es vorkommen, dass das Mesenchymgewebe, dessen Zellen die Skeletplatten bilden, direkt mit dem Epithel der Taschen in Berührung kommt und demselben auflagert. Aber wie man sich durch Betrachtung der augenscheinlich sehr genauen und instruktiven BURY'schen Abbildungen überzeugen kann (l. c. Fig. 10, 13, 17), ist das keineswegs die Regel; der zuweilen beobachtete Zusammenhang ist also bloß ein accidenteller. Aber auch die Lagebeziehung ist durchaus nicht immer eine so bestimmte, dass die Platten etwa stets genau so über der Tasche lägen, dass das Centrum der letzteren auch das Centrum des Plattenkranzes wäre. Dies kommt zuweilen vor, in anderen Fällen aber auch nicht. Bei den Echiniden liegen nach BURY<sup>1</sup> drei von den fünf Genitalplatten »round the right enterocoel«, zwei andere aber nicht; eine von diesen beiden sogar in einer »median position«, so dass die Entscheidung, ob sie zum rechten oder linken Enterocoel gehört, nur auf indirektem Wege erfolgen kann. Eben so macht die Entscheidung nicht geringe Schwierigkeiten, ob die Madreporenplatte der Asteriden dem rechten oder dem linken Enterocoel angehört.

Ich glaube, man darf sagen, das Skelet des Oral- und Apicalsystems besitzt keine unmittelbaren Beziehungen zu dem Enterocoel, und auch die Lagebeziehung ist keine so strenge, dass wir beide Elemente in irgend einer direkten Abhängigkeit von einander zu denken hätten. Ist nun der Umstand, dass gewisse Platten in den verschiedenen Klassen der Echinodermen in der Gegend über der rechten, andere über der linken Coelomtasche entwickelt werden,

<sup>1</sup> l. c. pag. 440.

ein rein zufälliger und belangloser, oder hat er eine ganz bestimmte Bedeutung?

Letztere Alternative ist unbedingt zu bejahen. Das von CARPENTER entdeckte Plattenverhältnis ist meiner Ansicht nach dahin zu deuten, dass die Körperlängsachse sämtlicher Echinodermen sich beim Übergange vom Dipleurula- ins Pentactulastadium so dreht, dass die rechte Seite der Larve zur Dorsalseite, die linke zur Ventralseite wird. Das scheint mir die einfache und nothwendige Deutung der beobachteten Thatsachen zu sein.

Dass eine Achsendrehung erfolgt, bedarf keines weiteren Beweises. Es genügt eine Larve im Dipleurulastadium mit ihrem Pentactulazustand zu vergleichen, um die einen rechten Winkel ausmachende Achsendrehung zu erkennen. Am besten, man wählt eine Pentactularlarve, die noch durch Larvenanhänge des Dipleurulastadiums die Lage der Achse in diesem Entwicklungszustande erkennen lässt. Bei den Asteridenlarven lässt sich dieses Verhältnis recht deutlich erkennen, obwohl hier die Achsendrehung meist nicht ganz einen rechten Winkel auszumachen scheint, sondern bloß einen solchen von ungefähr  $80^\circ$  (cf. J. MÜLLER, 4. Abhdl. 1850. Taf. V Fig. 1 und 3).

Etwas complicirter verhalten sich die Ophiuridenlarven. Wenn man aber die ganze Entwicklung derselben verfolgt, sieht man, dass im Grunde die Sache genau eben so liegt, als bei den Asteriden. Dieselbe Achsendrehung sehen wir sogar die wurmförmige Asteridenlarve J. MÜLLER's durchmachen (3. Abhdl. 1849 Taf. VI Fig. 8—11, Taf. VII Fig 1—4), die gar kein längeres Dipleurulastadium zu durchlaufen scheint. Dasselbe sehen wir an den Seeigellarven (J. MÜLLER 1. Abhandlung 1846 Taf. III und sehr deutlich A. AGASSIZ, Embryologie of Echinod. Fig. 23).

Nicht anders liegen die Dinge bei den Crinoideen. Wir kennen die Entwicklung letzterer Thiere nur aus der Entwicklung der phylogenetisch sehr jungen und stark veränderten Comatula, und diese Entwicklung ist, wie einstimmig von allen Forschern anerkannt wird, stark cenogenetisch modificirt. Ein eigentliches Dipleurulastadium kommt äußerlich gar nicht zur Entfaltung, und so lässt sich bei der äußeren Betrachtung der Achsenwechsel auch kaum wahrnehmen. Die Untersuchung der inneren Organisation lässt aber auch bei Comatula auf gewissen Stadien eine bilaterale Symmetrie wahrnehmen, und wenn wir dies berücksichtigen, können wir auch hier deutlich die Achsenverschiebung erkennen. »The right and left body-cavities be-

come anterior and posterior respectively, and afterwards aboral and oral. The former gives rise to the chambered organ<sup>1</sup>.

Bei den übrigen Klassen scheinen die Enterocoel Taschen nicht in ihrer alten Lage zu verharren, also nicht aus einer rechten und linken zu einer oberen und unteren zu werden, wie bei Antedon, sondern sie scheinen sich nachträglich selbst noch zu verschieben und zu der neuen Achse eine neue und zwar symmetrische Stellung zu nehmen. Im Einzelnen bedarf das noch der genaueren Untersuchung.

Auch bei den Holothuriern konnte ich eine Achsenverschiebung beim Übergang von den bilateralen in den radiären Typus konstatiren Entw. d. Synapta pag. 30 und 82, 83). Allerdings ist bei den Holothuriern kein so klarer Einblick in diese Verhältnisse zu gewinnen, da bei ihren Larven sich sämtliche Theile gegen einander verschieben, und nicht wie bei den Asteriden und Echiniden ein Theil der Anhänge des Dipleurulastadiums in der alten Achse liegen bleibt, und man aus dem Winkel, den diese Anhänge mit dem übrigen Thiere bilden, das Maß und die Art der Verschiebung deutlich ermessen kann. Auch bietet ihr lockeres, ungeordnetes Skelet keine so guten Anhaltspunkte, als sie uns die übrigen Klassen liefern. Eine genaue Beobachtung wird aber ohne Zweifel ergeben, dass die Dinge hier principiell ganz eben so liegen, wie in den anderen Klassen.

In meiner Synaptaarbeit habe ich auf die Drehung des Achsenwinkels beim Übergang vom Dipleurula- in das Pentactulastadium hingewiesen (pag. 82, 83) und auf GÖRTE'S Erörterungen (Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula pag. 618—621. Zeitschr. für mikr. Anatomie Bd. XII, 1876) dieses Punktes aufmerksam gemacht. In der That ist die Achsendrehung von GÖRTE schon im Jahre 1876 entdeckt und klar ausgesprochen worden. Er hat erkannt, dass »das linke Antimer ganz deutlich die orale oder Bauchseite des fertigen Thieres, das rechte Antimer dagegen die konvexe Rückenhälfte bildet«. »Das Peristom endlich passt sich ohne jede eigentliche Lageverschiebung den beiden Peritonealschläuchen an, indem um die aborale Leibeshöhle der Ring der Basalia, um die orale der Ring der Oralien entsteht.«

In letztcitirtem Satze liegt auch schon die klare Erkenntnis der

<sup>1</sup> H. BURY, The early stages in the development of Antedon rosacea. Philosoph. Transact. R. S. Vol. 179. 1865. pag. 295.

Bedeutung der von CARPENTER genauer studirten Lagebeziehung zwischen Coelomtaschen und Skeletanlagen. Es drückt sich durch dieselbe nichts Anderes aus als der Umstand, dass Darm und Coelom in Beziehung zur Dipleurulaachse des Thieres angelegt werden und erst sekundär ihre Lage verändern. Das Skelet des Apical- und Oralpols aber wird, selbst wenn es zum Theil schon im Dipleurulastadium auftritt, gleich in der bleibenden Achse angelegt und braucht daher die sekundäre Verschiebung nicht mitzumachen. »Round the right enterocoel« bedeutet also so viel als »am späteren Apicalpol«, »round the left enterocoel« so viel als »am späteren Oralpol«. Aus dem Umstande aber, dass die Skeletelemente des Apicalpols sämtlicher Klassen sich gleich um diesen Pol herum entwickeln, und eben so entsprechend die Skelettheile des Oralpols, folgt natürlich nichts für die Homologie dieser Theile in den einzelnen Klassen.

Zum Schluss möchte ich noch auf einen Punkt eingehen. In meiner Synaptaarbeit sage ich: »Die merkwürdige Drehung des Achsenwinkels, die sämtliche Echinodermenlarven beim Übergang aus der bilateralen in die radiäre Grundform aufweisen, scheint mir eine gute Erklärung durch die Annahme zu finden, dass die phylogenetische Übergangsform aus bilateralen in radiären Typus feststehend war.«

Diese Anschauung möchte ich auch jetzt noch aufrecht erhalten. Nur möchte ich den Ausspruch: »wahrscheinlich erfolgte die Fixation auf der Dorsalseite, dem Munde gegenüber« dahin korrigiren, dass die Entwicklungsgeschichte viel mehr dafür spricht, die Fixation sei an der rechten Körperseite erfolgt. Natürlich kann es sich bei dieser Frage nur um eine Vermuthung handeln.

In meiner Synaptaarbeit habe ich mich aus einer Reihe von Gründen für die Annahme ausgesprochen, den strahligen Bau der Echinodermen durch die Voraussetzung einer feststehenden Lebensweise ihrer gemeinsamen Stammeltern zu erklären. Ich stellte mir die Stammform als gestielt vor, fügte aber hinzu: »Damit wird sie noch nicht im entferntesten zu einer Crinoide; sie ist vielmehr von dieser Klasse genau eben so weit entfernt, als von den übrigen.«

In weiterer Ausführung dieses Gedankens sagte ich dann (pag. 122): »Der Umstand, dass der Strahlentypus verschieden stark bei den verschiedenen Klassen ausgeprägt ist, lässt sich ohne Schwierigkeit so erklären, dass die Stammeltern der Klassen sich mehr oder weniger früh abgelöst haben. Die Stammformen der Crinoideen und der Asteroidea, in welchen beiden Klassen der strahlige Bau die höchste

Ausbildung erreicht hat, müssten demnach geschichtlich am längsten festgesehen haben. Dies trifft zu, denn in den Crinoidenklassen finden wir noch heute viele festsetzende Vertreter, und selbst die freilebenden, wie Antedon, haben gestielte Jugendstadien. Bei Asteriden sind neuerdings verschiedene Formen bekannt geworden (*Caulaster pedunculatus* Perrier, *Ilyaster mirabilis* Danielssen und Koren), welche einen Rückenfortsatz der Scheibe besitzen, der die Vermuthung nahe legt, dass die Thiere mit diesem Fortsatze in der Jugend an den Boden festgeheftet gewesen sind. Wie mir Professor E. MARTENS mittheilt, zeigen oft auch junge Exemplare von *Astropecten* kurze konische Hervorragungen in der Mitte des Scheibenrückens<sup>1</sup>. Augenblicklich lassen sich auf letztere Thatsachen noch keine allzu weit gehenden Schlüsse bauen, doch ist zu hoffen, dass hier die Entwicklungsgeschichte uns bald sichere Handhaben liefern wird.«

»Sollte sich herausstellen, dass eine Anzahl von Asteriden noch wirklich gestielte Jugendformen besitzt, so würde die oben vorgebrachte Vorstellung von der Entstehung des radiären Baues eine neue Stütze gewinnen. Dass sich bei Echiniden und Holothuriern keine gestielte Pentactularlarven mehr finden, wird dann leicht durch die auch vergleichend anatomisch postulierte Annahme erklärt, dass die Stammeltern dieser Klassen sich früher abgelöst haben; bei ihnen wird das gestielte Stadium nun auch ontogenetisch ganz übersprungen.«

Ich denke der Sinn dieser Ausführungen ist ein ganz klarer. Von der Plattenvergleichung, die PERRIER an die Beschreibung des *Caulasterstieles* knüpft, findet sich bei mir kein Wort. Dass ich ihr nicht beistimme, vielmehr auch hier bloße Analogien und keine Homologien erblicke, wird Jedem selbstverständlich sein, der sich die Mühe genommen hat, das Kapitel über Skelettsystem in der citirten Arbeit zu lesen.

Um so unverständlicher ist es, dass NEUMAYR (l. c. 2 pag. 488 Anmerkung) es mir zum Vorwurf macht und es sehr auffallend findet, dass ich auf den Gegenstand zurückgekommen sei; denn »die Angaben über das Vorkommen eines gestielten Seesternes (*Caulaster*), der auf ungeahnte Beziehungen zwischen Crinoideen und

<sup>1</sup> Wie ich mich übrigens neuerdings durch eigene Beobachtungen an lebenden *Astropectiniden* überzeugen konnte, sind die konischen Erhebungen am Rücken der Scheibe, die man häufig bei ausgewachsenen *Astropectiniden* wahrnimmt, vorübergehende Zustände, die wohl mit der Nahrungsaufnahme zusammenhängen.

Asteriden hinweisen sollte (PERRIER, *Comptes rendus*. Vol. XCV. pag. 1379), sind durch die Auseinandersetzungen von H. CARPENTER widerlegt (Challenger, Bericht pag. 401).«

Schlagen wir die citirte Stelle nach, so werden wir mit Erstaunen finden, dass es CARPENTER gar nicht einfällt, irgend etwas zu widerlegen, was ich, wie man mir zugeben wird, in sehr vorsichtiger Weise an oben citirter Stelle zur Stütze meiner Anschauungen benutzt habe. CARPENTER sagt: »DANIELSSEN and KOREN agree with PERRIER in regarding it (den Rückenfortsatz jener Seesterne) as homologous with the stem of a Crinoid, and it would appear that AGASSIZ is of the same opinion. It may be that this view of the case is the right one; but it could only be satisfactory proved to be so by the demonstration that the cavity of the epiproctal prolongation is derived from the right vaso-peritoneal tube. — — — Future observations upon the early larval stages of the Astropectinidae would throw much light upon this question.« — — — »It would appear however from the foregoing description that PERRIER's comparison of the plates round the dorsal appendage of Caulaster with those forming the periproct of an Urchin cannot be followed out in detail.«

### Schluss.

Ich habe mich in der vorliegenden Arbeit bemüht, nachzuweisen, dass im Stamme der Echinodermen eine ganze Reihe von Organisationseigenenthümlichkeiten offenbar homophyletisch entstanden und als speciell und komplet homolog zu betrachten sind. Hierher gehört in seinen Grundzügen das Darmsystem, das Enterocoel, das Wassergefäß- und Nervensystem. Andere Bildungen wiederum weisen sich bei näherer Untersuchung als sehr ähnliche, aber bloß analoge, homoplastische Erscheinungen aus; dies betrifft vor Allem viele Theile des Skeletapparates, bei dem wir in manchen Fällen die allmähliche Ausbildung der »homoplastischen« Ähnlichkeit vergleichend anatomisch verfolgen können.

Eine Reihe von Bildungen lässt sich weder schlechtweg als speciell homolog, noch auch als analog (homoplastisch) bezeichnen, da die hervortretende Ähnlichkeit zwar in ihren Grundlagen auf eine homophyletische Entstehung hindeutet, das gemeinsame Erbstück aber so indifferenter Natur war, dass sich aus ihm in den verschiedenen Klassen selbständig theils ähnliche, theils auch sehr abweichende



Gebilde entwickelt haben. Solche Bildungen bezeichnet man als allgemein homolog. Hierher gehört die Muskulatur der Echinodermen, die überall aus dem typischen Hautmuskelschlauch stammt, bei Holothurien, Asteriden und Echiniden größtentheils verschiedene, zum Theil aber auch einigermaßen übereinstimmende Wege der Entwicklung eingeschlagen hat. Hierher gehört auch ein Theil des Wassergefäßapparates und Nervensystems der Holothurien. Sollte es sich herausstellen, dass die Primärtentakel der Holothurien denjenigen der übrigen Klassen entsprechen, so würden die Körperwassergefäße und Nerven der Holothurien eine den Wassergefäßen und Nerven der übrigen Klassen nur allgemein nicht speciell homologe Bildung vorstellen. Sollten die Sekundärtentakel der Holothurien den Primärtentakeln der übrigen Klassen im Speciellen entsprechen, so würde das oben Gesagte für die Primärtentakel der Holothurien gelten.

Wie weit wir die Blutgefäßsysteme der verschiedenen Klassen als allgemein oder speciell homologe oder auch bloß analoge (homoplastische) Bildungen aufzufassen haben, ist bei dem Stande unserer jetzigen Kenntnisse noch unmöglich zu entscheiden. Das Dorsalorgan, auf dessen Übereinstimmung in den verschiedenen Klassen zuerst H. LUDWIG hingewiesen hat, ist wahrscheinlich als eine allgemeine homologe Bildung zu betrachten.

Die vergleichende Anatomie scheint darauf hinzuweisen, dass die Echinodermenklassen zwar zweifelsohne von einer gemeinsamen Stammgruppe sich ableiten, dass aber diese Stammgruppe in ihrem Gesamtbau noch ziemlich indifferente Verhältnisse dargeboten hat, und dass sich die verschiedenen Klassen von diesem Ausgangspunkte aus divergent entwickelt haben. Die Entwicklungsgeschichte scheint die Auffassung zu bestätigen. Die Anschauung von einer frühen Divergenz der Echinodermenklassen bricht sich mehr und mehr Bahn. Beinahe gleichzeitig mit meiner Synaptaarbeit, in der ich sie ausführlich zu begründen versucht habe, erschien die oben citirte Arbeit von P. und F. SARASIN, die einen ganz ähnlichen Standpunkt vertritt. Unsere Arbeiten stimmen in den Grundanschauungen sowohl als in der Detailbetrachtung so gut überein, dass eine befriedigendere Ergänzung zweier Arbeiten durch einander, von denen die eine mehr von vergleichend anatomischen, die andere mehr von entwicklungsgeschichtlichen Standpunkten ausgeht, kaum gedacht werden kann.

Freilich glauben P. und F. SARASIN die Stammgruppe in der Klasse der Holothurien wieder zu erkennen. Sie stellen sich aber unter einer Synapta ein so einfaches Geschöpf vor — irrthümlicherweise, da ihnen

entgangen ist, dass auch bei den Synaptiden wie bei den übrigen Holothuriern sich Sekundärausstülpungen in anderen Radien als die Primärtentakel bilden, — dass die so vereinfachte Synapta fast auf dasselbe herauskommt wie meine »pentactulaähnliche Stammform«. Auch die Übereinstimmung der Echinodermen aller Klassen im Pentactulastadium ist ihnen aufgefallen, nur bezeichnen sie jenes Stadium nicht ganz korrekterweise als »Holothuriestadium«.

Auch NEUMAYR ist geneigt, eine sehr frühe Divergenz der Klassen aus einfachen Stammformen anzunehmen, obwohl er sich dabei die Echiniden und Asteriden länger und inniger verbunden denkt, als, wie mir scheint, aus den Thatsachen hervorgeht. Für unberechtigt halte ich die Anschauung, die Cystideen einfach mit jenen indifferenten Stammformen zu identificiren. Von ihrer inneren Organisation wissen wir nichts, und was wir vermuthen können, lässt in Bezug auf das Wassergefäßsystem, bei den meisten auch auf die Muskulatur, auf einseitig entwickelte Zustände schließen. Dass endlich, selbst wenn wir nur das Skelet berücksichtigen, die Existenz unzweideutiger oder auch nur wahrscheinlicher Übergangsformen nicht im entferntesten bewiesen ist, habe ich mich bemüht, in einem Abschnitte der vorliegenden Arbeit nachzuweisen.

---

# Zur Kenntniss der Morphogenese des Equiden- gebisses.

Von

**Ernst Klever,**

weil. stud. med. vet. des Dorpater Veterinärinstituts.

Herausgegeben von **A. Rosenberg.**

---

Mit Tafel XI—XIII.

---

Es ist allgemein bekannt, dass die unter dem Einfluss der Descendenztheorie zu erhöhter Bedeutung gelangte Paläontologie speciell für die Klasse der Säugethiere eine reiche, noch stetig sich mehrende Fülle von phylogenetisch wichtigen Thatsachen zu Tage gefördert hat.

Zu denjenigen recenten Säugethierformen, deren Stammesgeschichte durch die Forschungen zahlreicher Paläozoologen nunmehr als in ihren Grundzügen festgestellt gilt, gehört im Bereich der heutigen trümmerhaften Reste der vormalis so reich entwickelt gewesenen Unpaarhuferordnung in erster Linie die in der Gegenwart so isolirt dastehende, durch mannigfache Organisationsbesonderheiten ausgezeichnete kleine Gruppe der Equiden.

Das Urkundenmaterial, auf welches die Eruirung der Stammesgeschichte sich stützt, bilden bekanntlich ganz vorzugsweise Skelet und Bezeichnung, und daher ist speciell die Dentition des Pferdes ein Thema, womit, um einen Ausspruch von RÜTIMEYER<sup>1</sup> zu wiederholen, die Paläontologie immer neu sich wird zu beschäftigen haben.

Bei den zwischen Phylogenese und Ontogenese bestehenden Beziehungen ist das Interesse verständlich, welches die Untersuchung

<sup>1</sup> RÜTIMEYER, 3. pag. 14.

der Morphogenese dieser Dentition besitzt, und nur dem Zusammen treffen einer Anzahl ungünstiger Umstände ist es zuzuschreiben, dass hieüber zur Zeit noch so gut wie Nichts bekannt ist, obgleich von mancher Seite, vor Allem von RÜTIMEYER selbst<sup>1</sup>, das Interesse, welches diese Frage darbietet, nachdrücklich erörtert und die Beschaffung von Untersuchungsmaterial in Angriff genommen worden ist. Der resignirte Ton, in welchem der genannte, hochverdiente Forscher am letztcitirten Ort über den Stand der ganzen Angelegenheit berichtet, sowie der geraume, seither verflossene Zeitabschnitt, ist Veranlassung geworden, durch Stellung einer Preis aufgabe zur Bearbeitung des noch immer offenen Themas aufzufordern, und dieser Aufforderung habe ich um so bereitwilliger Folge geleistet, je zuversichtlicher von vorn herein erwartet werden konnte, ein Organismus, der beispielsweise im Beginn der Entwicklung seines schließlich so hoch differenzirten Extremitätenskelets manche sehr primitive Zustände aufweist, werde auch in seiner Odontogenese noch mancherlei phylogenetisch bedeutsame Einzelheiten erkennen lassen.

---

Eine eingehende Untersuchung der Morphogenese des Equidengebisses stößt, wie Eingangs bereits angedeutet, auf mehrfache sehr erhebliche Schwierigkeiten<sup>2</sup>.

Die wesentlichste derselben liegt in der Unmöglichkeit, frisches Material in beliebiger Menge und aus jedem Stadium zu erhalten; im Laufe von zwei Jahren (1886 und 1887) habe ich nur vier Embryonen, von denen nur einer der Hauptvorbedingung für erfolgreiche Fixirung vollkommen entsprach, erlangen können und bin im Übrigen auf die Bearbeitung älteren, zumeist in Alkohol konservirt gewesenen Materiales, das zum Theil aus den zootomischen Instituten der Thierarzneischulen zu München (Prof. L. FRANCK) und Berlin (Prof. C. MÜLLER) herstammte, angewiesen gewesen; nebenher sind

---

<sup>1</sup> RÜTIMEYER, 3. pag. 4.

<sup>2</sup> Auf manches allgemeine, in der Natur der Sache begründete Hindernis, womit schon die makroskopische Untersuchung zu kämpfen hat, ist bereits durch BOJANUS (pag. 697) hingewiesen worden: »De dentium equinorum historia . . . dissidentem novaque addere cupientem, actum agere facile dicas. Ea tamen est rerum in dentitione animalium ubertas, adeo abscondita vel fugacia sunt formationum, per annorum spatia succedentium, vestigia, tam operosa demum longae phaenomenorum seriei indagatio, ut vel oculatissimos viros singula passim effugiant.« cf. auch die Bemerkungen bei POUCHET und CHABRY, pag. 149, 150.

auch einige im hiesigen Zootomicum befindliche Frontalschnittserien von mir benutzt worden.

Eine zweite Schwierigkeit ist technischer Natur: für die bei der Zahnentwicklung in Betracht kommenden, zum Theil sehr lockeren Gewebe scheint eine vollkommen zuverlässige Fixierungsmethode, mit der am frischen Objekt Epithelabhebungen und Bildung von Schrumpfungsräumen sicher zu verhüten wären, zur Zeit nicht bekannt zu sein, wie aus der Durchsicht der Tafeln zu den verschiedenen Publikationen über Odontogenese<sup>1</sup> sich ergibt. Als Fixirflüssigkeit habe ich ausschließlich ein Chrom-Pikrinsäuregemisch benutzt und damit namentlich beim Embryo *D*, den ich allerdings unmittelbar aus dem eben getödteten Thier erhielt, ein recht befriedigendes Resultat gehabt; bei erneuten Versuchen würden namentlich auch Chrom-Osmiumsäure<sup>2</sup>, Sublimat und Platinchlorid zu verwenden sein.

Ein weiteres Hindernis wird durch den Umstand bedingt, dass die Orientirung der embryonalen Zahnanlagen in frühen Stadien im Allgemeinen erheblich von den späteren Lagerungsbeziehungen abweicht, und dass die Werthe dieser Abweichungen für jede einzelne Zahnanlage verschieden ausfallen; es kann deshalb z. B. ein fötaler Unterkiefer bei einer Schnittrichtung, die *D*<sub>2</sub> im Querschnitt erscheinen lässt, *D*<sub>1</sub> im Längsschnitt getroffen zeigen. Die durch diese Verhältnisse veranlassten Nachtheile werden, wie leicht ersichtlich, um so fühlbarer, je weniger Material überhaupt zur Verfügung steht.

Schließlich ist namentlich für ältere Stadien, vom Misslichen der Entkalkungsproceduren ganz abgesehen, schon die Größe der Objekte ein die Untersuchung sehr erschwerendes Moment, da genauere Aufschlüsse natürlich nur von der Methode der Schnittserien erwartet werden können.

In Betreff der Untersuchungsmethode wäre noch anzuführen, dass die schnittfähig gemachten und meist in Lithion- oder Alaunkarmin gefärbten Objekte (Kiefer resp. Kieferstücke) ausschließlich in Celloidin eingebettet wurden, welches Medium mir namentlich bei der Untersuchung älteren Alkoholmaterials, wo die Schmelzorgane total zertrümmert waren, während die Dentinkeime nicht erheblich

<sup>1</sup> cf. z. B. ANNELL, Fig. 1, 2, 4; MORGENSTERN, Fig. 2, 15, 20—24, 27; BRUNN, Fig. 1—3, 5, 6.

<sup>2</sup> cf. SPEE, pag. 89, 90.

geschrumpft und deformirt erschienen, die betreffenden Objekte somit also noch durchaus der Bearbeitung werth waren, die wesentlichsten Dienste geleistet hat. Selbstverständlich ist besonders bei voluminöseren Objekten thunlichst darauf geachtet worden, dass Entwässerung wie Imbibition möglichst vollständig geschahen und dass bei der Erhärtung des Celloidins die Bildung von Vakuolen in den Gewebstücken vermieden wurde. Die Schnittserien wurden mit dem großen THOMA'schen Schlittenmikrotom hergestellt; das Aufkleben der Schnitte, deren Stärke durchschnittlich 0,05 mm betrug, auf die Objektträger wurde durch absoluten Alkohol, die Aufhellung durch Origanumöl bewirkt, und sodann in Kanadabalsam eingeschlossen.

Als die kompliziertesten Zahngebilde des Pferdes beanspruchen hinsichtlich der Verfolgung ihres Entwicklungsmodus das Hauptinteresse naturgemäß die transitorischen und definitiven oberen Backenzähne, also die Milchprämolaren (*D*), Prämolaren (*P*)<sup>1</sup> und Molaren (*M*) des Oberkiefers, — dem selenozygodonten Subtypus angehörende Prismenzähne, die hinsichtlich ihrer Konfiguration im Allgemeinen so viel Übereinstimmung zeigen, dass für sie bekanntlich im Großen und Ganzen die Formel  $D = P = M$  gilt<sup>2</sup>. Die Formeigenthümlichkeiten der ausgebildeten oberen Backenzähne im Allgemeinen, sowie die Umstände, welche für die differentielle und seriale Diagnose der einzelnen Zähne einer jeden der genannten Kategorien in Betracht kommen, sind in zahlreichen umfassenden Untersuchungen<sup>3</sup> eingehend erörtert worden und desshalb ist es nicht erforderlich, die Ergebnisse dieser Analysen hier zu reproduciren.

Über die Entwicklung dieser Zahngebilde ist, von Bemerkungen

<sup>1</sup> Für obere wie untere *D* und *P* wird der HENSEL'sche, mit Recht trotz mancher Einsprache (cf. z. B. THOMAS, pag. 459) immer weitere Verbreitung findende Zählungsmodus (cf. HENSEL, 1. pag. 78—80) angewendet werden. Zugleich sei voraus bemerkt, dass im Allgemeinen die Unterscheidung oberer Zähne von unteren einfach durch die Verschiedenheit im Zifferniveau, und nur für *Cd* und *C* durch die Lage des horizontalen Striches erfolgen wird. ( $\overline{M^3}$  = dritter Oberkiefermolar,  $\overline{M_3}$  = dritter Unterkiefermolar;  $\underline{Cd}$  = oberer, und  $\underline{Cd}$  = unterer Milchcaninus.)

<sup>2</sup> cf. RÜTIMEYER (2. pag. 582—594) und KOWALEVSKY (2. pag. 203, 204).

<sup>3</sup> cf. vor Allem die Arbeiten von RÜTIMEYER (2. pag. 573—576, 648—650, 676, 677; und 3. pag. 10—12, 15—17, 19, 20); sodann namentlich HENSEL (1. pag. 81—88, 90), OWEN (1. pag. 573, 574; 2. pag. 340—342; 3. pag. 536, 537), BURMEISTER (1. pag. 239—244; 2. pag. 49—51) und BRANCO (pag. 46—52, 55—57); Einzelheiten auch bei BARALDI.

über noch nicht in Usur getretene »Keimzähne« mit nahezu definitiven Formen abgesehen<sup>1</sup>, zur Zeit noch so gut wie nichts veröffentlicht worden; die Notizen, welche BARALDI über frühere Entwicklungsstadien bringt, laufen auf die Angabe hinaus, die Form des ursprünglich kugeligen Schmelzkeimes »prende presto il carattere del dente futuro«<sup>2</sup>, — dann allerdings wäre es vergebliche Mühe, sich mit Morphogenese der Zähne befassen zu wollen —; sodann wird zur Schilderung dieser Form der schon häufig gebrauchte Vergleich mit einem *B* benutzt, die Dürftigkeit der BARALDI'schen Beobachtungen ist mithin evident. In der vergleichend-odontogenetischen, auch auf Equiden sich beziehenden Untersuchung von POUCHET und CHABRY wird des Verhaltens der Oberkieferbezahnung überhaupt nicht Erwähnung gethan<sup>3</sup>, welcher Umstand, beiläufig bemerkt, allein schon darthut, dass den Verfassern die Verfolgung der Morphogenese des Equidengebisses fern gelegen hat.

Aus mehrfachen, nabeliegenden Gründen wäre es mir nicht möglich gewesen, sämtliche *D*, *P* und *M* gleich eingehend in Bezug auf ihre Entwicklung zu untersuchen. Hinsichtlich der Beantwortung der Frage, welcher der drei Zahngruppen das Vorrecht gebühre, konnte es nicht zweifelhaft sein, dass zunächst und vor Allem die *D*-Kategorie in Betracht zu kommen habe, da bekanntlich gerade das Milchgebiss, wie namentlich von RÜTIMEYER in seiner grundlegenden vergleichend-odontologischen Arbeit<sup>4</sup> dargethan worden, im Allgemeinen durch hochkonservative Eigenthümlichkeiten sich auszeichnet, und desshalb bei allen Untersuchungen über Descendenz in erster Linie Berücksichtigung erfordert. Mit Sicherheit musste daher erwartet werden, dass transitorische Rekapitulationen

<sup>1</sup> RÜTIMEYER, 2. und 3., *passim*; HANNOVER (pag. 851), BURMEISTER (1. pag. 239, 240), GOUBAUX und BARRIER (pag. 712, 717—719), sowie BARALDI, *passim*.

<sup>2</sup> BARALDI, pag. 348.

<sup>3</sup> Mittheilungen über die Entwicklung des definitiven Gebisses werden von POUCHET und CHABRY (pag. 165) allerdings in Aussicht gestellt, diese Mittheilungen sind aber bisher nicht erschienen und werden zudem wohl auch nur Unterkieferzähne betreffen und auf Frontalschnitte basirt sein.

<sup>4</sup> RÜTIMEYER, 2. *passim*, cf. bes. pag. 634, 642, 643; auf eine Diskussion der namentlich von THOMAS (pag. 451 sqq.) über das Milchgebiss entwickelten Anschauungen kann nicht weiter eingegangen werden. Welches Interesse und welche Tragweite odontogenetische Befunde unter Umständen besitzen können, ergibt sich, um ein konkretes Beispiel anzuführen, genugsam schon aus den Erörterungen, welche an die hochinteressante Konstatirung einer transitorischen Bezahnung bei *Ornithorhynchus* durch POULTON geknüpft worden sind.

aus der Stammesgeschichte am ehesten im Verlauf der Entwicklung der *D*-Kategorie sich würden auffinden lassen.

Zuvörderst wirft die Frage sich auf, ob Thatfachen beobachtet worden, die für die Kontroverse über die Herkunft des zygodonten Typus, als dessen Specialisirung die selenozygodonte<sup>1</sup> Zahnform erscheint, von Belang wären.

Nachdem bereits MAGITOT die Ansicht vertreten, dass überhaupt jeder Dentinkeim während einer gewissen Zeit nach bunodontem Typus geformt sei<sup>2</sup>, haben bekanntlich besonders COPE<sup>3</sup>, SCHLOSSER<sup>4</sup> und OSBORN<sup>5</sup> die Anschauung verfochten, dass der zygodonte Typus kein primärer ist, sondern aus dem phylogenetisch älteren bunodonten Typus sich herleitet; Außenwand wie Joche sind erst durch Verschmelzung und Umformung von Höckern zu Stande gekommen; der Jochzahn ist mithin ein Derivat des Höckerzahnes und speciell für die Oberkieferbezahnung ist der Dreihöckerzahn als Grund- und Ausgangsform anzusehen. Das Gewicht der Gründe für diese Anschauungsweise wird man um so bereitwilliger anerkennen, als neuerdings RÜTIMEYER selbst, im Anschluss an die Mittheilung seiner Entdeckung, dass ehemals auch unter europäischen Ungulaten Trituberculie (Trigonodontie) repräsentirt gewesen, die betreffenden Umformungsvorgänge erörtert und die Wege aufgedeckt hat, auf denen Trigonodontie in Zygodontie übergehen kann<sup>6</sup>.

So groß nun aber auch nach dem Vorausgeschickten die Wahrscheinlichkeit ist, dass ein Höckerzahnstadium sich werde nachweisen lassen, so dispensirt sie doch keineswegs von der direkten Untersuchung; es sind eben in Bezug auf Zahl und Anordnung der Höcker außerordentlich verschiedene Kombinationen unter fossilen Säugethieren verwirklicht gewesen<sup>7</sup> und auch innerhalb der weiten und in mehreren Säugethierordnungen stark oder ausschließlich vertreten gewesenen Formengruppe der Trituberculie<sup>8</sup> ist so viel Spielraum

<sup>1</sup> Obige Bezeichnung besitzt vor der von SCHLOSSER (1. IX. pag. 252; 2. pag. 33) angewendeten den Vorzug, dass sie sich näher an die Terminologie von RÜTIMEYER (2.) und KOWALEVSKY (2.) anschließt, als der Ausdruck »selenophodont« es thut.

<sup>2</sup> MAGITOT, pag. 270—272.

<sup>3</sup> COPE, 2. pag. 324—326, 4. passim und an zahlreichen anderen Orten.

<sup>4</sup> SCHLOSSER, 1. VIII. pag. 686, 2. pag. 100—102, 122, 123.

<sup>5</sup> OSBORN, 1. pag. 242 und 2. pag. 1067 sqq.

<sup>6</sup> RÜTIMEYER, 4. pag. 40, 41, 43, 48—51, 54—57, 60, 61.

<sup>7</sup> cf. besonders COPE, 4. passim, und OSBORN, 1. passim.

<sup>8</sup> OSBORN, 2. pag. 1068, 1078, 1079.



für Differenzirung gegeben, dass für jeden Einzelfall genaue Angaben des ontogenetischen Befundes ganz unerlässlich bleiben. Solche Angaben zu machen, gestattet mein Material mir leider nicht: der jüngste Embryo repräsentirt ein zu frühes Stadium<sup>1</sup>; einige andere, etwas ältere Objekte kommen wegen durch Schrumpfungen bedingter Entstellung der Dentinkeime<sup>2</sup> nicht in Betracht, und der Embryo *D* zeigt bereits ausgeprägt-zygodonten Typus. Ich muss es mithin unentschieden lassen, ob ein bunodontes, an die *Phenacodus*-Bezahnung<sup>3</sup> erinnerndes Stadium ontogenetisch vom Pferde durchlaufen wird oder nicht.

Beim Embryo *D*, für den ich hinsichtlich der interessanten topographischen Beziehungen der *D*-Kategorie auf die Fig. 2 verweise, ist, wie eben erwähnt, der zygodonte Typus bereits deutlich ausgeprägt und am vollständigsten in den Formverhältnissen des Dentinkeimes von *D*<sup>2</sup> ausgesprochen; es ist desshalb zweckmäßig, mit der Erörterung des Verhaltens der Anlage von *D*<sup>2</sup> zu beginnen. Der betreffende Dentinkeim, der schon makroskopisch sich sehr deutlich markirt, hat einen erheblichen Umfang, durch den er namentlich *D*<sup>1</sup> bedeutend übertrifft; dagegen ist die Höhe der ganzen Zahnanlage noch sehr gering, denn die Niveaudifferenz der Fig. 1 *a* und 1 *l* beträgt, auf den nicht vergrößerten Zahn bezogen, nur etwas mehr als 1 mm.

Die Außenloben, besonders der vordere, zugleich höhere (Fig. 1 *a*), sind von bedeutender Stärke und zum Theil mit einander zur Außenwand verschmolzen. Dass ein Vorjoch in früheren Stadien angelegt

<sup>1</sup> Das betreffende Stadium (eine Frontalschnittserie), in welchem die Schmelzorgananlagen von einer diffusen Bindegewebswucherung umschlossen werden, bestätigt frühere, für andere Objekte gemachte Angaben von DURSÝ und widerlegt die Anschauungen von ROBIN und MAGITOT (III. pag. 30) und LEGROS und MAGITOT (pag. 463—465), wonach der bereits ausgebildete Dentinkeim erst nachträglich die zur allmählichen Umwachsung des Schmelzorgans bestimmten Bindegewebschichten der späteren Zahnkapsel entsendet.

<sup>2</sup> Nach BRUNN (pag. 367, 381) ist die Zahnform in erster Linie durch das Schmelzorgan bedingt, und eine allgemeine Funktion dieses letzteren. Auf Grund meiner eigenen Erfahrungen kann ich mich nur der von HANNOVER (pag. 841, 842) und WALDEYER (pag. 341, 342), sowie von DEBIERRE und PRAVAZ (pag. 46, 50) vertretenen Anschauung, nach welcher der Dentinkeim das hauptsächlichste formbildende Princip darstellt, anschließen. Über zahlreiche Mitosen im wuchernden Dentinkeim berichtet CANALIS (pag. 187, 188).

<sup>3</sup> cf. COPE, 4. pag. 438, 439, 488, 489; Taf. LVII *b* Fig. 1, Taf. LVII *c* Fig. 1, Taf. LVII *f* Fig. 8; SCHLOSSER, 1. IX. pag. 252, 253; 2. pag. 11, 120, 123 und PAVLOW, I. pag. 365, 371.

gewesen, lässt sich nur aus dem Verhalten des Nachjochs folgern; zur Zeit finden sich an seiner Stelle (cf. bes. Fig. 1 *e* bis 1 *h*) der relativ sehr starke vordere Zwischenlobus und der mächtige, kegelförmige vordere Innenpfeiler, deren Spitzen beträchtlich divergieren (Fig. 1 *d*), während die Basalpartien beider Gebilde um so mehr mit einander vereinigt erscheinen, je tiefer das Querschnittsniveau liegt (cf. Fig. 1 *h* bis 1 *k*). Der vordere Zwischenlobus ist im Querschnitt eher abgeflacht elliptisch als halbmondförmig, größtentheils mit dem vorderen Außenlobus verschmolzen und nur an seiner Spitze wird er frei; dem entsprechend ist auch die fast geradlinig verlaufende erste Anlage der späteren vorderen Marke noch sehr seicht und in sagittaler Richtung noch nach beiden Seiten hin offen (cf. Fig. 1 *e*, 1 *f*).

Das Nachjoch geht aus dem Bereich des vorderen Außenlobus ab (Fig. 1 *f*, 1 *g*), ist verhältnismäßig schwach und niedrig und stellt eine etwas gekrümmte Platte dar, wodurch die hintere Marke, deren Vorderhorn gut ausgebildet ist (Fig. 1 *f*, 1 *g*), Halbmondform gewinnt; nach rückwärts ist die betreffende Marke noch offen (Fig. 1 *h*, 1 *i*). Außerdem kommt es durch Zusammenfließen der Basis des vorderen Innenpfeilers mit dem Nachjoch auch noch zur Bildung einer vorderen inneren Marke (Fig. 1 *k*); hierauf soll später noch etwas näher eingegangen werden.

Durch die relativ kolossale Entwicklung des vorderen Innenpfeilers und die schwache Ausbildung des Nachjoches wird der Gesamtkontour des Dentineimquerschnittes nahezu dreieckig (Fig. 1 *h* bis 1 *k*). Die tiefste Basalzzone des Dentineimes, die als einheitliche Masse erscheint, ist deutlich verjüngt (Fig. 1 *l*).

Das Interesse, welches die eben skizzierten Formzustände beanspruchen, wird ersichtlich, wenn man sich den Dentineimquerschnitt der Fig. 1 *h* durch die Usurfläche eines gleichgeformten, bereits funktionirenden Zahnes ersetzt denkt, und letzteren sodann mit  $D^2$  in Fig. 4 einerseits, und mit dem Zahn der Fig. 3 andererseits, konfrontirt; das Resultat einer solchen Vergleichung kann nicht zweifelhaft sein. Mit anderen Worten: würde die Zahnanlage, deren Querschnitt in Fig. 1 *h* vorliegt, ihre derzeitige Konfiguration unverändert beibehalten, so müsste daraus ein Zahn resultiren, der von derjenigen Form, die er im Lauf seiner Weiterentwicklung faktisch erlangen wird (Fig. 1 *h* und 4 betreffen eben einen und denselben Zahn des Pferdes,  $D^2$ ), sehr erheblich abweicht, während er den Formeigenthümlichkeiten des Zahnes der Fig. 3 in allem Wesentlichen sich anschließt.

Aus den durch Fig. 1 veranschaulichten Beobachtungen ergibt sich somit, dass  $D^2$  des Pferdes in einem gewissen Entwicklungsstadium mit den Molaren der älteren, noch vier relativ einfache  $P$  besitzenden Paloplotherien<sup>1</sup> übereinstimmt.

$D^1$  und  $D^3$  zeigen in auffallendem Grade die Eigenthümlichkeiten, die Schlusszähnen ausgedehnter Zahnreihen zukommen können; an  $D^1$  fehlt das Nachjoch, und der hintere Außenlobus steht an Umfang weit hinter dem vorderen zurück, während umgekehrt bei  $D^3$  das Nachjoch außerordentlich stark ausgebildet ist und an Masse die Vorjochanlage bei Weitem übertrifft; der vordere Außenlobus von  $D^3$  erstreckt sich keilförmig nach vorn.  $D^1$  ist etwa nur halb so groß wie  $D^2$ ; das mit dem vorderen Außenlobus in kontinuierlichem Zusammenhange stehende Vorjoch von  $D^1$  scheint fast ganz dem Gebiet des vorderen Innenpfeilers anzugehören.  $D^3$ , dessen Volumen nur wenig hinter  $D^2$  zurückbleibt, zeigt die hintere Marke bereits geschlossen; die Anlage seines Vorjochs ist, nach der Gewebeschaffenheit zu schließen, erst kürzlich aufgetreten und scheint gleichfalls vorzugsweise den vorderen Innenpfeiler zu repräsentiren.

Für spätere Entwicklungsstadien der oberen Milchprämolaren beschränke ich mich auf Bemerkungen über die Befunde beim Embryo  $e$ ; letzterer, dessen Größe und Entwicklungsstufe aus der Fig. 7 beurtheilt werden kann, zeigt eine derartige Differenz in der Ausbildung der Anlagen von  $D^1$  und  $D^2$  (vgl. Fig. 8 mit Fig. 9), dass hieraus dem Untersucher der Vortheil erwächst, an einem und demselben Objekt zwei verschiedene Stadien beobachten zu können. Der Größenunterschied der beiden Zahnanlagen ist schon makroskopisch leicht konstatirbar (cf. Fig. 7); in späteren Stadien überholt bekanntlich  $D^1$  seinen Nachbar namentlich in der Sagittaldimension, und auch jetzt schon lässt sich nicht verkennen, dass die Anlage von  $D^1$  im Vergleich zu  $D^2$  des früher besprochenen Stadiums vorwiegend in sagittaler Richtung ausgebildet ist; für den vorderen Innenpfeiler, der bis in die Nähe seiner Spitze mit dem vorderen Zwischenlobus verschmolzen erscheint, resultirt hieraus eine mehr elliptische Form des Querschnittes (Fig. 8  $b-f$ ). Das an seiner Basis sehr starke Nachjoch ist dem hinteren Außenlobus eng angeschlossen und erscheint noch einheitlich; zur First hin isolirt

---

<sup>1</sup> cf. bes. GAUDRY, 2.; seiner Fig. 3 auf Taf. X, die volle  $P-M$ -Reihe des von ihm aufgestellten Paloplotherium codiciense zeigend, ist der in meiner Fig. 3 kopirte Zahn, ein rechter  $M^3$ , entlehnt.

sich das Nachjoch von der Außenwand (Fig. 8 *c*, *b*). Hinsichtlich des Verhaltens der Markenbildung und anderen Details darf wohl auf die Fig. 8 verwiesen werden.

Was  $D^2$  (Fig. 9 *a—h*) anbetrifft, so wäre zunächst zu erwähnen, dass der Gesamtumriss der ganzen umfangreichen Anlage nicht mehr dreieckig, sondern nahezu pentagonal erscheint. Die Außenloben sind nur im Basaltheil der Zahnanlage noch sehr plump geformt, während in der Richtung zu den Firsträndern hin das spätere Relief der Außenwand sich schon ziemlich deutlich zu erkennen giebt (vgl. Fig. 9 *h* mit 9 *d* oder *c*). Der vordere Zwischenlobus ist derart mit dem vorderen Außenlobus vereinigt, dass die vordere Marke nur ein ganz seichtes Vorderhorn entwickeln kann (Fig. 9 *b*); seine Firstregion ist durch einen weiten Abstand vom vorderen Außenlobus getrennt (Fig. 9 *a*). Der an seiner Basis im Querschnitt nahezu elliptische, noch immer relativ sehr mächtige vordere Innenpfeiler nimmt in der Richtung zur Spitze hin eine eckigere Form an, zugleich isolirt er sich und seine Spitze liegt schließlich in beträchtlicher Entfernung vom vorderen Zwischenlobus (Fig. 9 *a*). Hinsichtlich des Nachjochs ist zu bemerken, dass dasselbe bereits in hinteren Zwischenlobus und hinteren Innenpfeiler differenziert ist, die zum Firstrande hin sich endlich völlig von einander trennen (Fig. 9 *b*; cf. auch Fig. 5, wo der hintere Innenpfeiler von  $D^3$  noch weit mehr isolirt ist).

Das meiste Interesse beanspruchen die Marken; in den basalen und mittleren Zonen der Zahnanlage sind drei, die vordere, die hintere und eine vordere innere Marke nachzuweisen (Fig. 9 *h—f*); die letztere, die schon frühzeitig angelegt wird (Fig. 1 *k*), ist vorzugsweise wichtig, da sie eine transitorische Bildung darstellt, wie der Vergleich mit stark abgetragenen  $D^2$  lehrt, für deren vorderen Innenpfeiler die Tendenz, mit dem hinteren Zwischenlobus zusammenzufließen, sich nicht mehr beobachten lässt (cf. Fig. 4 [*v.i.M.*]); zugleich besitzt sie, worauf später noch zurückzukommen ist, auch phylogenetisches Interesse. An der Erzeugung dieser Marken ist der in den betreffenden Niveaus mit dem hinteren Innenpfeiler vollkommen verschmolzene hintere Zwischenlobus am meisten beteiligt; verfolgt man denselben in der Richtung zur Zahnbasis hin, so erkennt man, dass er, immer mehr an Volumen zunehmend, Ausläufer aussendet, die sich mit ihnen entgegenstrebenden Vorsprüngen des hinteren Außenlobus, des vorderen Außenlobus in der Nähe der Verbindungsstelle der beiden Außenloben, des vorderen Zwischenlobus

und des vorderen Innenpfeilers vereinigen (cf. Fig. 9 *f*) und dadurch schließlich den vollkommenen Abschluss der Marken zu Wege bringen (Fig. 9 *g*, *h*).

Macht man nun wiederum die Annahme, das Querschnittsbild der Fig. 9 *g* wäre durch Usur eines in Funktion stehenden Zahnes erzeugt, so hätte man einen Equidenzahn, der durch außerordentlich einfache, halbmondförmige vordere und hintere Marken ohne alle Fältelung, bei überwiegender Ausbildung der einander zugekehrten Hörner dieser Marken, sowie namentlich durch die Anwesenheit einer vorderen Innenmarke ausgezeichnet ist, und in allen diesen Beziehungen eine bemerkenswerthe Übereinstimmung mit den Zähnen des LEIDY'schen *Merychippus*<sup>1</sup> erkennen lässt; in dem beobachteten Verhalten liegt mithin eine empirische Stütze für die Anschauung von SCHLOSSER<sup>2</sup> und CLAUS<sup>3</sup>, dass *Merychippus* zu den direkten Vorfahren der Pferdegruppe gehöre.

Mit dem Hipparionzahn, wo bekanntlich die Markenfältelung außerordentlich complicirt werden kann, und wo der vordere Innenpfeiler bis zu sehr tiefem Niveau isolirt bleibt<sup>4</sup>, stimmt das betreffende Entwicklungsstadium von  $D^2$  des Pferdeembryo nur in sehr wenigen Beziehungen überein.

Die Anlage von  $D^3$  (Fig. 10 *a—c*), die gleichfalls eine vordere Innenmarke, sowie einen isolirten hinteren Innenpfeiler (Fig. 10 *a*) besitzt, zeichnet sich noch dadurch aus, dass sie einen kleinen accessorischen Außenlobus entwickelt hat (Fig. 10 *a*). Letzterer Befund bestätigt somit die Angaben von LEIDY<sup>5</sup> und LYDEKKER<sup>6</sup> über den complicirteren Bau von  $D^3$  resp.  $P^3$  bei Equiden, wobei indess die offenbar sehr bedeutende Variationsbreite des betreffenden Verhaltens nicht außer Acht zu lassen ist; so gelangt nach LEIDY in seltenen Fällen auch noch ein accessorischer Zwischenlobus zur Ausbildung; in der LYDEKKER<sup>7</sup> entlehnten Fig. 5 meiner ersten Tafel erscheint an  $D^3$  eines Hipparion außer dem accessorischen Außenlobus besonders noch die accessorische Marke mit charakteristischer,

<sup>1</sup> LEIDY, 2. pag. 292—302; Taf. XVII (cf. bes. Fig. 5 und 9).

<sup>2</sup> SCHLOSSER, 2. pag. 14, 15.

<sup>3</sup> CLAUS, pag. 834.

<sup>4</sup> cf. namentlich MEYER, KAUP, HENSEL (1), RÜTIMEYER (2), GAUDRY (1. pag. 222, 230, 231 und 3. pag. 34, 37), LEIDY (2) und LYDEKKER (1).

<sup>5</sup> LEIDY, 2. pag. 258.

<sup>6</sup> LYDEKKER, 1. pag. 77.

<sup>7</sup> cf. LYDEKKER, 1. Taf. XI Fig. 2.

deutlich ausgeprägter Verschiedenheit in der Stärke des Schmelzbleches entwickelt; an anderen Objekten dagegen ist nahezu völlige Reduktion zu konstatieren, es scheint sich somit  $D^3$  resp.  $P^3$  analog zu verhalten wie etwa  $M_3$  von Bos in Bezug auf seinen Talon<sup>1</sup>.

Über die Entwicklung von  $D^4$ , welcher Zahn keineswegs immer ein »winziges Rudiment« oder »kleines Stiftchen« darstellt, wie BAUME<sup>2</sup> angiebt, sondern manchmal noch relativ sehr stark und mit komplizierter Marke versehen sein kann<sup>3</sup>, fehlen mir Erfahrungen; die Anlage scheint relativ sehr spät zu erfolgen, welcher Umstand indess noch nicht zum Schluss berechtigt, den in Rede stehenden Zahn mit NEHRING<sup>4</sup> u. A. als  $P^4$  anzusprechen.

Die Entwicklung der  $P$ - und  $M$ -Kategorie ist ununtersucht geblieben; dass namentlich in Betreff der Molaren interessante Befunde zu erwarten wären, ergibt sich schon aus der Form der durch die Anlagen von  $M^2$  (beim etwa viermonatlichen Füllen) und  $M^3$  (beim etwa 1½-jährigen Füllen) im Kiefer erzeugten Usuren.

Trotz dieser sehr erheblichen Untersuchungslücken erscheint es gleichwohl gerechtfertigt, einige bisher noch nicht erwähnte Schlussfolgerungen aus dem für die  $D$ -Kategorie Konstatirten auch auf die beiden anderen Zahngruppen zu übertragen, weil eben, wie Eingangs bereits hervorgehoben, die Maxillarbezahnung des Pferdes, die transitorische sowohl wie die definitive, aus im Großen und Ganzen identisch geformten Zahngebilden sich zusammensetzt. Verallgemeinerungen liegen deshalb sehr nahe, denn Niemand z. B. wird behaupten wollen, dass etwa der vordere Innenpfeiler eines  $P$  oder  $M$  anders zu deuten wäre als der gleichnamige Bestandtheil eines  $D$ ; hinsichtlich dieser verallgemeinerten Schlussfolgerungen gedenke ich mich übrigens im Wesentlichen auf einige Bemerkungen über die Innenpfeiler als die in systematischer Beziehung wichtigsten<sup>5</sup> Gebilde zu beschränken.

<sup>1</sup> cf. RÜTIMEYER, 1. pag. 133.

<sup>2</sup> BAUME, pag. 219, 235.

<sup>3</sup> cf. HENSEL (1. pag. 86—88) und NEHRING (1. ag. 33; 2. pag. 48); vgl. auch  $D^4$  in Fig. 5.

<sup>4</sup> NEHRING, 1. pag. 33; 2. pag. 49; 3. pag. 91.

<sup>5</sup> Betreffs der mannigfaltigen Zustände, die speciell der vordere Innenpfeiler der verschiedenen fossilen und recenten Equiden in Bezug auf seine Form und auf den Grad von Isolirung aufweisen kann, cf. bes. HENSEL (1); RÜTIMEYER (2. pag. 676; 3. pag. 11, 12, 16, 17, 21); OWEN (4); BURMEISTER (2); GAUDRY (1, 3, 4); LEIDY (2, 3); MAJOR (1, 2); COPE (3. pag. 9, 10; 5. pag. 1209); BRANCO und LYDEKKER (1, 3). Die Extreme in dieser Beziehung

Aus meinen Beobachtungen ergibt sich zunächst das Unzutreffende der von MAJOR<sup>1</sup> und KOWALEVSKY<sup>2</sup> vertheidigten Anschauung, der zufolge beide Innenpfeiler der Equiden recente Bildungen darstellen und wonach speciell der vordere Innenpfeiler, der nach KOWALEVSKY (pag. 220) »absolut gar nichts mit dem typischen Bau des Zahnes zu thun hat«, bei Anchitherium noch gar nicht vorhanden ist oder höchstens als Basalwarze erscheint; an der namentlich von OWEN<sup>3</sup> und GAUDRY<sup>4</sup> vertretenen Deutungsweise ist mithin durchaus festzuhalten.

In den schärfsten Gegensatz zu den MAJOR-KOWALEVSKY'schen Ansichten treten die Anschauungen von OSBORN<sup>5</sup>, gleichfalls vorzugsweise durch Untersuchung fossilen, allerdings noch weit umfassenderen Materiales gewonnen; ihnen zufolge bildet der vordere Innenpfeiler, der Protoconus nach der OSBORN'schen Terminologie, gerade den phylogenetisch ältesten Bestandtheil des gesamten Zahnkörpers. Die Befunde an *D*<sup>1</sup> und *D*<sup>2</sup> des Embryo *D* sind dieser Anschauung mindestens nicht absolut ungünstig; positivere Anhaltspunkte wären selbstverständlich nur von der Untersuchung jüngerer Stadien zu erwarten.

Aus meinen Erfahrungen folgt ferner, dass es irrig wäre, mit SCHLOSSER<sup>6</sup> sämmtlichen Equiden Innenpfeiler von gleicher Größe zuzuschreiben. Die Größendifferenz ist vielmehr von vorn herein vorhanden und ursprünglich sogar weit bedeutender als in späteren Stadien; im Übrigen ist diese Differenz speciell bei *Equus* auch im völlig ausgebildeten Gebiss noch so stark, dass von manchen Autoren die Bezeichnungen »großer« und »kleiner« Innenpfeiler bevorzugt werden (WOLDRICH und WILCKENS berücksichtigen den hinteren Innenpfeiler überhaupt nicht); COPE<sup>7</sup> hat auf diese Differenz hin eine

---

repräsentiren einerseits die Hipparien mit bis gegen die Basis hin isolirtem vorderen Innenpfeiler, dessen Querschnitt manchmal kreisförmig erscheint (cf. DÉPÉRET, pag. 188), und andererseits Formen wie *Eq. namadicus* (cf. LYDEKKE (1. pag. 93; Taf. XIV Fig. 3) und *Eq. major*? (cf. LEIDY, 3. pag. 246; Taf. XXXIII Fig. 18), wo der mit dem vorderen Zwischenlobus fast in ganzer Höhe verschmolzene vordere Innenpfeiler in sagittaler Richtung außerordentlich stark entwickelt ist und recht erhebliche Fältelung aufweisen kann.

<sup>1</sup> MAJOR, 1. pag. 109 und 2. pag. 7.

<sup>2</sup> KOWALEVSKY, 2. pag. 220, 221, 264, 265.

<sup>3</sup> OWEN, 3. pag. 537.

<sup>4</sup> GAUDRY, 4. pag. 128, 129.

<sup>5</sup> OSBORN, 1. pag. 242; 2. pag. 1072.

<sup>6</sup> SCHLOSSER, 2. pag. 11.

<sup>7</sup> COPE, 4. pag. 715; 6. pag. 1073.

Eintheilung der Familie der Equiden im engeren Sinne (nach Ausschluss von Hipparion und anderen, von COPE den Palaeotherien zugetheilten Geschlechtern), in *Equus* einerseits und *Hippidion* andererseits vorgenommen.

In Bezug auf die Konfluenz des vorderen Innenpfeilers mit Nachjochbestandtheilen und die dadurch bedingte Bildung einer vorderen Innenmarke<sup>1</sup> ließe sich erwarten, dass in seltenen Fällen dieser in der Regel transitorische Vorgang persistiren werde; ein derartiges Verhalten wäre als Rückschlag aufzufassen und mithin eben so zu beurtheilen, wie wenn es sich etwa um eine nicht unterbrochene Ulna oder Fibula handelte.

Was die Entwicklung der transitorischen Schneidezähne und der Milchcaninen, der oberen sowohl wie der unteren, anbelangt, so liegen mir hierfür hauptsächlich jüngere Stadien vor, die verhältnismäßig wenig Interesse darbieten. Aus der Fig. 6 lässt sich das Verhalten ersehen, welches die Zwischenkieferregion des Embryo *D* in dieser Beziehung zeigt; der Unterschied in der Größe und Ausbildung der einzelnen Schmelzorgananlagen ist relativ unerheblich, obgleich der Ausbruch der einzelnen Zähne bekanntlich in bedeutenden Zeitintervallen erfolgt. Die Abstände der Anlagen von einander sind verhältnismäßig groß; *Cd* liegt auf der Grenze zwischen Ober- und Zwischenkiefer.

Besonders bemerkenswerth erscheint mir eine auch in Fig. 6 sichtbare, wie eine Schmelzorgananlage aus frühen Stadien sich ausnehmende Wucherung des Schmelzkeimes, welche vielleicht als die rudimentäre, bald wieder schwindende Anlage eines atavistischen *Id*<sup>4</sup> anzusehen ist.

Es wäre wünschenswerth, an geeignetem, gut konservirten Material aus älteren Stadien diese Vermuthung einer näheren Prüfung zu unterziehen; dass es hohes Interesse hätte, falls die eben erwähnte Deutungsweise als berechtigt sich herausstellen sollte, er-

<sup>1</sup> In Analogie von Bezeichnungen, wie »Palaeomeryxfalte« etc. könnte man die vordere Innenmarke auch »Merychippusmarke« und die manchmal vorhandene hintere Innenmarke »Hippidionmarke« nennen (cf. OWEN, 4. pag. 568, 572, Taf. LXXII Fig. 1, 4; und BURMEISTER, 2. pag. 59, 60, Taf. III Fig. 3, 4). Hinsichtlich des gelegentlichen Auftretens dieser letzteren im Bereich des G. *Equus* cf. z. B. MAJOR, 2. Taf. I Fig. 2 und BRANCO, pag. 50, 51, Taf. IV Fig. 2 und Taf. V Fig. 3.



giebt sich schon aus den Betrachtungen von HENSEL<sup>1</sup> über das Verhalten der Incisivbeziehung bei Ungulaten im Allgemeinen.

In Betreff der Unterkieferbackenzähne, deren für alle drei Kategorien nahezu identische Konfiguration besonders von RÜTIMEYER<sup>2</sup> erörtert worden ist, und die in Bezug auf ihre Entwicklung ebenfalls noch so gut wie ununtersucht sind, habe ich gleichfalls nur die Entwicklung der *D*-Reihe berücksichtigen können und gedenke mich in Folgendem vorzugsweise auf einige Bemerkungen über die Befunde an *D*<sub>2</sub> zu beschränken.

Aus Fig. 12 ergeben sich Anhaltspunkte für die Bestimmung der Größen- und Lagerungsverhältnisse, welche *D*<sub>2</sub> beim Embryo *D* aufweist; sein Dentinkeim (cf. Fig. 11) besteht im Wesentlichen aus zwei sehr plumpen, basalwärts mit einander verschmolzenen, sagittal gerichteten Jochen. Das Vorjoch, dem ein Vorderhorn noch völlig abgeht, besitzt bereits den vorderen Doppelpfeiler, während am Nachjoch ein hinterer Doppelpfeiler noch nicht angelegt erscheint; Befunde, die nach den Ausführungen von RÜTIMEYER<sup>3</sup> über die allmähliche Komplikation des zygodonten Mandibularzahnes erwartet werden konnten. Die Marken sind eng und seicht, die Außenbucht ist relativ schmal und verläuft in schräger Richtung nach vorn und medianwärts.

*D*<sub>2</sub> in Unterkiefern, die entweder dem Embryo *e* oder einem anderen Objekt von nahezu gleichem Alter angehören, charakterisiert sich bereits durch starke Ausbildung in sagittaler Richtung; das Vorjoch hat ein Vorderhorn entwickelt (Fig. 13 *f—c*); der vordere Doppelpfeiler ist noch sehr symmetrisch und zeigt noch nicht die dem *G. Equus* zukommenden Eigenthümlichkeiten, auf die RÜTIMEYER<sup>4</sup> aufmerksam gemacht hat; das Nachjoch gliedert sich zum freien Rande hin, vom hinteren Doppelpfeiler abgesehen, in drei Abschnitte, von denen der die Verbindung mit dem vorderen Doppelpfeiler übernehmende Antheil sehr schmal ist und die geringste vertikale Ausdehnung besitzt (cf. Fig. 13 *e—a*). Der hintere Doppelpfeiler ist ansehnlich entwickelt und von plumper Form (Fig. 13 *h—a*). Die Eingänge der noch ganz ungefalteten Marken sind im Allgemeinen

<sup>1</sup> HENSEL, 3. pag. 530, 534, 535.

<sup>2</sup> RÜTIMEYER, 2. pag. 596—602, 619, 624, 625, 652, 654, 657, 680; 3. pag. 14, 15, 19, 20; cf. auch HENSEL, 1. pag. 88—91; MAJOR, 2. pag. 104—110, 129—132 u. A.

<sup>3</sup> RÜTIMEYER, 2. pag. 596—602.

<sup>4</sup> RÜTIMEYER, 2. pag. 652; Fig. 45.

sehr weit und erst in tiefen Niveaus schließt sich zuerst die vordere (Fig. 13 *f, g*) und noch weiter basalwärts auch die hintere, zugleich tiefere Marke (Fig. 13 *h*) völlig ab, wobei indessen der Innenkontour der Zahnanlage noch immer den Ort des Markeneinganges erkennen lässt; der auch aus der Fig. 13 leicht ersichtliche Umstand, dass auch in tiefen Niveaus der Abstand des Einganges zur vorderen Marke vom Vorderrande des Zahnkörpers geringer ist, als die Entfernung des Einganges der hinteren Marke vom Hinterrande des Zahnes beträgt, gehört bekanntlich zu den Kriterien, die für die richtige Orientirung<sup>1</sup> tief abgetragener Zähne, wie solche z. B. von LEIDY<sup>2</sup> und von RÜTIMEYER<sup>3</sup> abgebildet worden, in erster Linie in Betracht kommen. ( $D_3$  resp.  $P_3$ , für die das in Rede stehende Verhalten unter Umständen nicht zuzutreffen braucht, sind bekanntlich an anderen Eigenthümlichkeiten immer leicht erkennbar.) Die Außenbucht reicht sehr tief hinunter (Fig. 13 *i*) und ist weit und seicht; vom Nachjoch ausgehende Falten in der Außenbucht und accessorische Basalpfeiler<sup>4</sup> sind nicht vorhanden. An der Basis der Zahnanlage stellt der Dentinkeim eine kontinuierlich zusammenhängende Masse dar (Fig. 13 *i*).

Das älteste zur Untersuchung gekommene Stadium (Gesamtlänge von  $D_{1-3}$  etwa 36 mm) zeigt im Wesentlichen Formverhält-

<sup>1</sup> Aus der Nichtbeachtung des Verhaltens der Markeneingänge erklärt sich einigermaßen ein eigenthümliches Versehen von COPE, der zwei, verschiedenen Seiten angehörende Unterkieferbruchstücke, ein rechtes mit  $M_{1-3}$  und ein linkes mit  $P_2-M_1$ , mit einander zu einem Stück verbunden hat (cf. COPE, 1. Taf. LXXV Fig. 2 *a*; rechter  $M_1$  und linker  $P_2$  treffen zusammen). Nach Äußerungen im Text (l. c. pag. 321), sowie nach der Art und Weise zu schließen, wie in Fig. 2 der citirten Tafel der defekte rechte  $M_1$  ergänzt worden, hat COPE das betreffende Compositum für einen linken Unterkiefer gehalten; in diesem Falle wäre mithin kein einziger Zahn richtig bestimmt. — Es darf auffallen, dass BRANCO (pag. 54) die COPE'sche Fig. 2 *a* citirt, ohne sie in Bezug auf ihre Zusammensetzung zu kritisiren; im Übrigen ist BRANCO's Bemerkung, die in Rede stehenden Zähne seien eigentlich ganz Hippidionähnlich (COPE hatte sie einem Hipparion zugeschrieben), vollkommen zutreffend (cf. BURMEISTER, 2. Taf. III Fig. 1).

<sup>2</sup> LEIDY, 2. Taf. XIX Fig. 14, 13.

<sup>3</sup> RÜTIMEYER, 3. Fig. 20.

<sup>4</sup> cf. HENSEL, 1. pag. 102, 103; RÜTIMEYER, 2. pag. 624, 655, 659—661, Fig. 31, 29, 32, 28; GAUDRY, 1. pag. 229, 230, Taf. XXXIV Fig. 6; 3. pag. 34; BRANCO, pag. 53, 57, 58; KOKEN, pag. 42, Taf. IV Fig. 11. Der accessorische Basalpfeiler fehlt gelegentlich auch bei Hipparien, für deren Milchprämolaren er sonst charakteristisch ist; ein derartiges Verhalten erwähnt z. B. DEPÉRET (pag. 189, Taf. II Fig. 3) für ein  $D_1$  von Hipp. crassum.

nisse, die mit denen der bereits durchbrechenden Milchprämolaren schon nahezu identisch sind.

Aus dem Mitgetheilten folgt, dass, vom Verhalten des vorderen Doppelpfeilers<sup>1</sup> abgesehen, keinerlei Formbesonderheiten vorliegen, die als Wiederholungen der Merkmale von Hipparionzähnen<sup>2</sup> gelten könnten.

Für  $D_4$ , dessen meist stark verkümmerte Anlage HENSEL<sup>3</sup> untersucht hat, fehlen mir eigene Erfahrungen.

Einen Rückblick auf die mitgetheilten Beobachtungen werfend, kann man, unter gebührender Hervorhebung des Umstandes, dass vollkommene Identität mit den zum Vergleich dienenden fossilen Formen keineswegs behauptet werden soll, die Ergebnisse meiner Beobachtungen am geeignetsten durch die Angabe ausdrücken, das Pferd durchlaufe während der Entwicklung der Milchprämolaren seines Oberkiefers ein Paloplotherioid- und ein Merychippoidstadium.

Zugleich ergibt sich eine Bestätigung der namentlich von LYDEKKER<sup>4</sup> und von der PAVLOW<sup>5</sup> gegen die herrschende Anschauung über die Abstammung des Pferdes von Hipparion<sup>6</sup> geltend gemachten Einwürfe.

Hierauf beschränken sich die Beiträge, die ich in phylogenetischer Beziehung zu der vielerörterten Frage nach der Stammesgeschichte der Equiden liefern kann; im Übrigen verbietet sich eine weitere Bethheiligung an der Diskussion hietüber schon deshalb, weil, von den werthvollen Arbeiten von LEIDY abgesehen, die Fachlitteratur über dieses hochinteressante, in erster Linie auf amerikanisches Material basirte Thema noch immer relativ sehr arm ist; MARSH speciell, der als der Hauptautor gilt, hat seinen Ausspruch<sup>7</sup>: »The evolution of the horse . . . is to-day demonstrated by the

<sup>1</sup> Elliptische Kontouren der Usurflächen des vorderen Doppelpfeilers zeigt Hipparion mediterraneum im Milchgebiss (RÜTIMEYER, 2. pag. 657), und namentlich Hipp. crassum auch in der definitiven Bezahnung, selbst bei tiefer Abtragung (DEPÉRET, pag. 189).

<sup>2</sup> cf. namentlich HENSEL, 1. pag. 102, 103; RÜTIMEYER, 2. pag. 651–661; GAUDRY, 1. pag. 223; 3. pag. 34; MAJOR und LYDEKKER.

<sup>3</sup> HENSEL, 2. pag. 27.

<sup>4</sup> LYDEKKER, 2. pag. 16.

<sup>5</sup> PAVLOW, II. pag. 155 sqq.

<sup>6</sup> KOWALEVSKY (I), MARSH (4. pag. 500) und zahlreiche Andere.

<sup>7</sup> MARSH, 5. pag. 356.

specimens now known« bisher nur mit einigen vorläufigen Mittheilungen<sup>1</sup> belegt, unter denen nur eine von wenigen und keineswegs mustergültigen<sup>2</sup> Abbildungen begleitet ist; eine erfolgreiche Erörterung zahlreicher, von LEIDY offen gelassener Fragen (Identität oder Nichtidentität von Protohippus mit Merychippus; Existenzberechtigung von Hypohippus, Anchippus und Parahippus und ihre Beziehungen zu Anchitherium; Specieskritik unter Berücksichtigung der schon für die Diagnose von recenten Equiden bestehenden Schwierigkeiten<sup>3</sup> etc.) wäre desshalb zur Zeit überhaupt nicht thunlich; zudem darf erwartet werden, dass die in Aussicht stehende baldige Publikation des Buches II der umfangreichen Untersuchungen von COPE hierüber, auf Grund eines offenbar außerordentlich reichhaltigen Materiales, manchen wesentlichen Aufschluss bringen werde.

### Citirte Litteratur.

- G. ANSELL, Beiträge zur Kenntnis der zahnbildenden Gewebe des Menschen und der Säugethiere. Biol. Unters. Herausgegeben von G. RETZIUS. II. Stockholm 1882.
- G. BARALDI, Alcune ricerche contribuenti alla conoscenza della tavola triturrante o macinante dei denti mascellari negli Equidi. Atti Soc. toscana sc. nat. resid. in Pisa; memorie, vol. VIII fasc. 2. Pisa 1887.
- R. BAUME, Odontologische Forschungen. Th. I. Versuch einer Entwicklungsgeschichte des Gebisses. Leipzig 1882.
- L. BOJANUS, Adversaria, ad dentitionem equini generis . . . spectantia. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. XII. 2. Bonnae 1825.

<sup>1</sup> MARSH, 1—4.

<sup>2</sup> Den Haupteinwand gegen die von MARSH (4. pag. 505) mitgetheilte, auch von HUXLEY (pag. 76) wiedergegebene Zusammenstellung von Backenzähnen zur Illustration der Ahnenreihe des Pferdes hat bereits MAJOR (2. pag. 105) hervorgehoben: die betreffenden Zähne sind fast alle zu stark abgetragen und haben desshalb ihre Charaktermerkmale zumeist schon eingebüßt. Außerdem ist es für solche Darstellungen durchaus erforderlich, dass die zu vergleichenden Objekte einer und derselben Körperhälfte angehören, und es ist unstatthaft, wenn unter lauter linksseitigen Zähnen plötzlich ein rechter (der Oberkieferzahn von Anchitherium) erscheint.

<sup>3</sup> Letztere namentlich von HENSEL (1. pag. 86, 107), GAUDRY (1. pag. 229), RÜTIMEYER (3. pag. 25) und LYDEKKER (2. pag. 13 und 3. pag. 73) betont.

- W. BRANCO, Über eine fossile Säugethierfauna. . . Paläont. Abhandl. Herausgegeben von W. DAMES und E. KAYSER. I. 2. Berlin 1883.
- A. v. BRUNN, Über die Ausdehnung des Schmelzorganes und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Archiv für mikr. Anat. XXIX. 3. Bonn 1887.
- H. BURMEISTER, 1. Anales del Museo publ. de Buenos Aires. T. I. Buenos Aires 1864—1869.  
2. Die fossilen Pferde der Pampasformation. Buenos Aires 1875.
- P. CANALIS, Sullo sviluppo dei denti nei mammiferi. Anatomischer Anzeiger. I. Jena 1886.
- C. CLAUS, Lehrbuch der Zoologie. Vierte umgearbeitete und vermehrte Aufl. Marburg und Leipzig 1887.
- E. D. COPE, 1. Report upon the extinct vertebrata obtained in New Mexico by partis of the exped. of 1874. Rep. up. U. S. Geogr. Surv. West of the One Hundredth Meridian. Vol. IV. Paleont. Part II. Washington 1877.  
2. On the trituberculate type of molar tooth in the mammalia. Proc. Amer. Philos. Soc. XXI. Philadelphia 1884.  
3. The extinct mammalia of the valley of Mexico. Ibid. XXII. Philadelphia 1885.  
4. The vertebrata of the tertiary formations of the West. Book I. Rep. U. S. Geol. Surv. Territ. Vol. III. Washington 1884.  
5. Pliocene horses of Southwestern Texas. Amer. Naturalist. XIX. Philadelphia 1885.  
6. The Perissodactyla. Ibid. XXI. Philadelphia 1887.
- CH. DEBIERRE et J. PRAVAZ, Contribution à l'odontogénie. Arch. de Physiol. norm. et pathol. 3. sér. VIII. Paris 1886.
- CH. DEPÉRET, Description . . . des vertébrés fossiles du terrain pliocène du Roussillon. Ann. sc. géol. XVII. Paris 1885.
- A. GAUDRY, 1. Animaux fossiles et géologie de l'Attique d'après les recherches faites en 1855—1856 et en 1860 sous les auspices de l'Acad. des Sciences. Paris 1862(—1867). Atlas 1862—1867.  
2. Remarques sur les Paloplotherium. Nouv. Archiv. du Muséum. Mém. T. I. Paris 1865.  
3. Animaux fossiles du mont Léberon (Vaucluse). Étude sur les vertébrés. Paris 1873.  
4. Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques. Mammifères tertiaires. Paris 1878.
- A. GOUBAUX et G. BARRIER, De l'extérieur du cheval. Paris 1884.
- A. HANNOVER, Über die Entwicklung und den Bau des Säugethierzahns. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. XXV. 2. Vratisl. et Bonnae 1856.
- R. HENSEL, 1. Über Hipparion mediterraneum. Abhandl. der Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1860. Berlin 1861.  
2. Zur Kenntnis der Zahnformel für die Gattung Sus. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. XXXVII. 5. Dresden 1875.  
3. Über Homologien und Varianten in den Zahnformeln einiger Säugethiere. Morph. Jahrb. V. Leipzig 1879.
- TH. H. HUXLEY, In Amerika gehaltene wissenschaftliche Vorträge. Autorisirte deutsche Ausgabe von J. W. SPENGLER. Zweite Auflage. Braunschweig 1882.

- J. KAUP, Die zwei urweltlichen pferdeartigen Thiere, welche etc. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. XVII. 1. Vratisl. et Bonnae 1835.
- E. KOKEN, Über fossile Säugethiere aus China. Paläont. Abhandl. Herausgegeben von W. DAMES und E. KAYSER. III. 2. Berlin 1885.
- W. KOWALEVSKY, 1. Sur l'Anchitherium aurelianense Cuv. et sur l'histoire paléontologique des chevaux. Mém. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St.-Petersbourg. VII. ser. T. XX. No. 5. St.-Petersbourg 1873.  
2. Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Hufthiere. Paläontographica XXII. 3—5. Kassel 1873, 1874.
- CH. LEGROS et E. MAGITOT, Contributions à l'étude du développement des dents I. Origine et formation du follicule dentaire chez les mammifères. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 9. année 1873. Paris 1873.
- J. LEIDY, 1. The ancient fauna of Nebraska. Smithsonian. contrib. to knowl. VI. Washington 1853.  
2. The extinct mammalian fauna of Dakota and Nebraska. Journal Acad. Nat. Sc. Philadelphia. VII. sec. ser. Philadelphia 1869.  
3. Contributions to the extinct vertebrate fauna of the Western Territories. Rep. U. S. Geol. Surv. Territ. I. 1. Washington 1873.
- R. LYDEKKER, 1. Siwalik and Narbada Equidae. Palaeont. Indica. Ser. X. Vol. II. 3. Calcutta 1882.  
2. Additional Siwalik Perissodactyla. . . Ibid. Vol. III. 1. Calcutta 1884.  
3. Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Nat. Hist.). Part III. London 1886.
- E. MAGITOT, Études sur les anomalies du système dentaire chez les mammifères. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 10. année 1874. Paris 1874.
- F. MAJOR, 1. Nagerfliberreste . . . nebst Beiträgen zu einer vergleichenden Odontographie von Ungulaten und Unguiculaten. Paläontograph. XXII. 2. Kassel 1873.  
2. Beiträge zur Geschichte der fossilen Pferde, insbesondere Italiens. Abhandl. der schweiz. pal. Gesellschaft IV (1877) und VII (1880). Zürich.
- O. C. MARSH, 1. Notice of new equine mammals from the Tertiary formation. Amer. Journ. Sc. 3. ser. VII. New Haven 1874.  
2. Notice of new Tertiary mammals. IV, V. Ibid. IX, XII. New Haven 1875, 1876.  
3. Introduction and succession of vertebrate life in America. Ibid. XIV. New Haven 1877.  
4. Polydaactyle horses, recent and extinct. Ibid. XVII. New Haven 1879.  
5. History and methods of palaeontological discovery. Ibid. XVIII. New Haven 1879.
- H. v. MEYER, Beiträge zur Petrefaktenkunde. Fossile Säugethiere. I. Fossile pferdeartige Thiere. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. XVI. 2. Vratisl. et Bonnae 1833.
- M. MORGENSTERN, Untersuchungen über den Ursprung der bleibenden Zähne. Leipzig 1885.
- A. NEHRING, 1. Über den sogenannten Wolfszahn der Pferde, im Hinblick auf den genealogischen Zusammenhang der fossilen und lebenden Equiden.

- Sitzungsberichte der Gesellschaft naturf. Freunde zu Berlin. Jahrg. 1882. Berlin 1882.
2. Einige nachträgliche Mittheilungen über den Wolfszahn der Pferde. Ibid.
3. Fossile Pferde aus deutschen Diluvialablagerungen und ihre Beziehungen zu den lebenden Pferden. Ein Beitrag zur Geschichte des Hauspferdes. Landwirthschaftliche Jahrbücher 1884. Berlin 1884.
- H. OSBORN, 1. On the structure and classification of the mesozoic mammalia. Journ. Acad. Nat. Sc. Philad. sec. ser. IX. 2. Philadelphia 1888.
2. The evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. Amer. Naturalist. XXII. New York and Philadelphia 1888.
- R. OWEN, 1. Odontography; or, a treatise on the comp. anat. of the teeth. I. Text. II. Atlas. London 1840—1845.
2. On the anatomy of vertebrates. Vol. III. London 1868.
3. Description of the cavern of Bruniquel and its organic contents. P. II. Equine remains. Philos. Transact. Vol. 159. London 1870.
4. On fossil remains of Equines from Central and South America referable to *Eq. conversidens* Ow., *Eq. tau* Ow. and *Eq. arcidens* Ow. Ibid.
- M. PAVLOW, Études sur l'histoire paléontologique des Ongulés en Amérique et en Europe. I. Groupe primitif de l'éocène inférieur. II. Le développement des Équidés. Bullet. Soc. Imp. Naturalistes Moscou. 1887 No. 2. 1888 No. 1. Moscou 1887, 1888.
- G. POUCHET et L. CHABRY, Contribution à l'odontologie des mammifères. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 20. année 1884. Paris 1884.
- E. B. POULTON, The true teeth . . . of Ornithorhynchus. Quart. Journ. Micr. Sc. XXIX. 1. London 1888.
- CH. ROBIN et E. MAGITOT, Mémoire sur la genèse et le développement des follicules dentaires jusqu'à l'époque de l'éruption des dents. Journ. de la Physiol. de l'homme et des anim. III. Paris 1860. IV. Paris 1861.
- L. RÜTIMEYER, 1. Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz. Basel 1861.
2. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Pferde und zur vergleichenden Odontographie der Hufthiere überhaupt. Verhandl. der naturf. Ges. in Basel. Theil III. Heft 4. Basel 1863.
3. Weitere Beiträge zur Beurtheilung der Pferde der Quaternärepoche. Abhandl. der schweiz. pal. Gesellsch. II (1875). Basel und Genf.
4. Über einige Beziehungen zwischen den Säugethierstämmen alter und neuer Welt. Erster Nachtrag zu der eocaenen Fauna von Egerkingen. Ibid. XV (1888). Zürich 1888.
- M. SCHLOSSER, 1. Zur Stammesgeschichte der Hufthiere. Zoologischer Anzeiger. VIII, IX. Leipzig 1885, 1886.
2. Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer. Morph. Jahrb. XII. 1. Leipzig 1886.
- SPEE, Über die ersten Vorgänge der Ablagerung des Zahnschmelzes. Anat. Anzeiger. II. Jena 1887.
- O. THOMAS, On the homologies and succession of the teeth in the *Dasyuridae*, with an attempt to trace the history of the evolution of mammalian teeth in general. Philos. Transact. Vol. 178 B. London 1887.

- W. WALDEYER, Bau und Entwicklung der Zähne. Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. Herausgegeben von S. STRICKER. I. Leipzig 1871.
- M. WILCKENS, Beitrag zur Kenntnis des Pferdegebisses mit Rücksicht auf die fossilen Equiden von Maragha in Persien. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. LII. 5. Halle 1888.
- J. WOLDRICH, Beiträge zur Fauna der Breccien und anderer Diluvialgebilde Österreichs, mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes. Jahrbuch der geol. Reichsanstalt. XXXII. Wien 1882.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XI—XIII.

Behufs leichter Vergleichbarkeit mit den für die Vergleichung vorzugsweise in Betracht kommenden Abbildungen bei RÜTIMEYER, GAUDRY und LEIDY sind alle Objekte als rechtsseitige dargestellt worden, was einige Umkehrungen erforderlich gemacht hat. Schnitte aus verschiedenen Horizonten einer und derselben Zahnanlage sind stets so geordnet, dass die der Usur am spätesten unterliegenden Niveaus die Reihe beschließen. Die Fig. 2—5, 7 und 12 sind in natürlicher Größe gezeichnet; für die übrigen, deren Kontouren mit einer OBERHÄUSER'schen Camera lucida entworfen wurden, beträgt die Vergrößerung  $10/1$ . Die Zeichnungen rühren sämtlich von stud. chem. CONST. KLEVER her.

### Wiederholt gebrauchte Bezeichnungen.

<i>Ab</i> Außenbucht,	<i>v.Ipf</i> vorderer Innenpfeiler,
<i>h.Alb</i> hinterer Außenlobus,	<i>h.M</i> hintere Marke,
<i>v.Alb</i> vorderer Außenlobus,	<i>v.M</i> vordere Marke,
<i>Co</i> Cementorgan (resp. innere Schicht der späteren Zahnkapsel),	<i>v.i.M</i> vordere Innenmarke,
<i>h.Dpf</i> hinterer Doppelpfeiler,	<i>md</i> Unterkieferknochen,
<i>v.Dpf</i> vorderer Doppelpfeiler,	<i>Nj</i> Nachjoch,
<i>h.H</i> Hinterhorn der vorderen Marke,	<i>Sk</i> Schmelzkeim,
<i>h.H'</i> Hinterhorn der hinteren Marke,	<i>So</i> Schmelzorgan,
<i>v.H</i> Vorderhorn der vorderen Marke,	<i>Vj</i> Vorjoch,
<i>v.H'</i> Vorderhorn der hinteren Marke,	<i>h.Zwlb</i> hinterer Zwischenlobus,
<i>h.Ipf</i> hinterer Innenpfeiler,	<i>v.Zwlb</i> vorderer Zwischenlobus.

Fig. 1 *a*—*l* Querschnitte durch die Anlage von  $D^2$ ; aus einer Flächenschnittserie des Oberkiefers vom Embryo *D*. Niveaudifferenz zwischen 1 *a* und 1 *l* in Wirklichkeit etwas mehr als 1 mm betragend. *So* *h* Hals des Schmelzorgans. *So'* Basalausläufer des Schmelzorgans (Epithelscheide HERTWIG's).



- Fig. 2. Der der Fig. 1 *h* zu Grunde liegende Schnitt in natürlicher Größe. *D*<sup>1</sup> im vorderen Außenlobus, *D*<sup>3</sup> tief an der Basis getroffen. *cn* Nasenhöhle. *mz* Oberkiefer. *r.c.d* Ramus communicans dorsalis der Gesichtsvenen.
- Fig. 3. *M*<sup>3</sup> von *Paloplotherium codiciense* Gaud.; Kopie aus Fig. 3 bei GAUDRY, 2. Taf. X.
- Fig. 4. *D*<sup>2</sup> eines dreijährigen Pferdes; stark usurirt, *P*<sup>2</sup> bereits sichtbar. Vom Schädel *C* 130 der zootomischen Sammlung. [*v.d.M.*  
*c.s.*] Ort, wo es in früheren Stadien zur Konfluenz des vorderen Innenpfeilers mit dem hinteren Zwischenlobus gekommen war.
- Fig. 5. *D*<sup>3,4</sup> von *Hipparion antilopinum* Falc. und Cautl.; Kopie eines Theiles der (umgekehrten) Fig. 2 bei LYDEKKER, 1. Taf. XI. *acc.Lb* accessorischer Lobus. *acc.M* accessorische Marke.
- Fig. 6. Theil eines Flächenschnittes der Zwischenkieferregion vom Embryo *D*. *a.pt.pl* Art. pterygo-palatina. *c.St* STENO'scher Knorpel. *ep* Epithel des Atrium oris. *imz* Zwischenkieferknochen. *ls* Oberlippe. *So.Id*<sup>4</sup>? Schmelzorgananlage eines rudimentären, bald wieder schwindenden *Id*<sup>4</sup>?
- Fig. 7. Flächenschnitt des Oberkiefers vom Embryo *e* in natürlicher Größe; aus derselben Serie, welcher auch die Fig. 8—10 entnommen sind. Im abgebildeten Schnitt das Schnittflächenniveau für *D*<sup>1</sup> höher gelegen als Fig. 8 *a*, für *D*<sup>2</sup> zwischen Fig. 9 *b* und 9 *c* fallend, für *D*<sup>3</sup> in Fig. 10 *c* wiedergegeben. *pa* Gaumenbein. Die anderen Bezeichnungen wie in Fig. 2.
- Fig. 8 *a—f*. Querschnitte durch die Anlage von *D*<sup>1</sup>; cf. das für die Fig. 7 Bemerkte.
- Fig. 9 *a—h*. Querschnitte durch *D*<sup>2</sup>.
- Fig. 10 *a—c*. Querschnitte durch *D*<sup>3</sup>. *acc.Lb* accessorischer Lobus.
- In den Fig. 8—10 sind die Bruchstücke der zerflümmerten Schmelzorgane fortgelassen.
- Fig. 11 *a—h*. Querschnitte durch *D*<sub>2</sub>; aus einer Serie vom Unterkiefer des Embryo *D*. *ep* Epithel der medialen Fläche des Unterkiefers.
- Fig. 12. Schnitt aus der Serie des anderen Unterkiefers vom Embryo *D*; zum Vergleich mit Fig. 11 so gezeichnet, als ob er derselben Seite angehörte. *c.md* Can. mandibularis. *c.M* MECKEL'scher Knorpel. *pt.i* M. pteryg. int.
- Fig. 13 *a—i*. Querschnitte durch *D*<sub>2</sub>; aus einer Serie vom Unterkiefer des Embryo *e* (?). *Vh* Vorderhorn des Vorjochs.

# Die Abdominalanhänge der Insekten

mit Berücksichtigung der Myriopoden.

Von

**Dr. Erich Haase,**

Privatdocent der Zoologie in Königsberg.

---

Mit Tafel XIV und XV.

---

Vorliegende Abhandlung enthält die Resultate erneuter und erweiterter Untersuchungen über eigenthümliche Abdominalanhänge, besonders der Thysanuren, und schließt als Begründung und theilweise Verbesserung die Ansichten ab, welche ich auf der Berliner Naturforscherversammlung 1886 über die Verwandtschaftsbeziehungen der Myriopoden aussprechen durfte.

Die Untersuchung zerfällt nach ihrem Gegenstande in zwei Abtheilungen, deren erste sich auf die weichen ausstülpbaren Ventralsäckchen bezieht, welche bisher besonders als »Segmentalblasen« oder »Cruraldrüsen« bezeichnet wurden, während die zweite vor Allem die beinstummelartigen Anhänge behandelt, die man wohl allgemein als rudimentäre Abdominalfüße angesehen hatte, und die ich Bauchgriffel nenne.

Während die zwei Haupttheile sich in die descriptiv-anatomische Beschreibung, die Untersuchungen über die Funktion und diejenigen über die Morphologie der betreffenden Organe gliedern, wurde innerhalb dieser Abschnitte eine Aufeinanderfolge der besprochenen Ordnungen der Myriopoden und Insekten innegehalten, welche ungefähr dem allgemein angenommenen System derselben entspricht. So wird die Reihe mit den Myriopoden (Chilopoden, Symphylen, Diplopoden) eröffnet, an welche sich die Synaptera

(Thysanura, Collembola) anschließen, um zu den flügeltragenden Insekten (Pterygota) überzuführen.

Eine phylogenetische Schlussbetrachtung sucht die einzelnen Resultate unter einem Gesichtspunkte zu vereinigen.

Um Wiederholungen zu vermeiden, wurde die gedrängte Übersicht der Untersuchungsergebnisse, besonders neuerer Forscher, den eigenen Resultaten bei den einzelnen Formen in historischer Folge vorangesetzt.

## A. Die Ventralsäcke.

Mit diesem Namen belege ich die weichen bläschenartigen Anhänge, welche an der Bauchseite besonders des Abdomens bei Myriopoden und Synapteren beobachtet wurden und von B. GRASSI in seiner letzten, die ganze Anatomie der Thysanuren umfassenden Arbeit<sup>1</sup> als »Segmentalblasen« bezeichnet werden.

### I. Vorkommen und Bau der Ventralsäcke.

#### 1) Symphyla (Fig. 1, 7, 10).

Bei Scolopendrella, der einzigen Vertreterin dieser eigenthümlichen Myriopodenordnung, beobachtete A. MENGE<sup>2</sup>, der über *Sc. immaculata* Newp., ein wenige Millimeter langes Thierchen mit zwölf Laufbeinpaaren, das von A. S. PACKARD in seiner neuesten Publikation<sup>3</sup> immer noch zu den — Insekten gestellt wird, eine für die Zeit ihrer Entstehung recht werthvolle Monographie lieferte, neben den Füßen »nach innen zwei kreisförmige, auf der Oberfläche wie gekörnelt aussehende Flecken«, die er für »Ansatzpunkte von Muskeln« hielt. Aus der l. c. Taf. II Fig. 7 und 10 p. gegebenen Darstellung ersieht man, dass MENGE die von mir »Ventralsäcke« genannten Gebilde gemeint hat.

J. A. RYDER, der für unsere Gattung die Ordnung der Symphyla<sup>4</sup> schuf, weil sie Charaktere der Myriopoden, Thysanuren und

<sup>1</sup> B. GRASSI, *Anatomia comparata dei Tisanuri* (Reale Acad. dei Lincei 1887. pag. 543—606) 1888. Mit 5 Taf.

<sup>2</sup> A. MENGE, *Myriapoden der Umgegend von Danzig*. 1852. pag. 13—19. Mit 2 Tafeln.

<sup>3</sup> A. S. PACKARD, *Entomology for Beginners*. 1888. pag. 57.

<sup>4</sup> J. A. RYDER, *Scolopendrella as the Type of a new order of Articulates (Symphyla)*. *American Naturalist*. XIV. 1880. pag. 375.

Insekten vereinige, scheint diese eigenthümlichen Gebilde selbst übersehen zu haben und hat auch in seiner späteren Publikation<sup>1</sup> MENGE's Angaben darüber nicht in seine theilweise Übernahme von des Letzteren Arbeit hineingezogen.

In einer besonderen Abhandlung über *Scolopendrella* beschrieb erst J. WOOD-MASON<sup>2</sup> als an allen beintragenden Segmenten mit Ausnahme des 1. und vielleicht auch des 2., 11. und 12. vorkommend, »a pair of huge two-lipped apertures, surrounded by a circular wall, the summit of which is defended by a circle of moveable spines«. Diese Öffnungen lässt er in Drüsen führen, welche den »Nephridien von *Peripatus* und den Drüsentaschen von *Machilis* und *Campodea* homolog seien«.

In seinem gediegenen Myriopodenwerk erwähnte R. LATZEL<sup>3</sup> die in Rede stehenden Bauchsäckchen als je ein »Paar, oft spaltförmig geöffneter Wärmchen der Bauchschilde« und nannte sie in der Tafelerklärung »taschenförmige Organe von unbekannter Bedeutung«.

Der nächste Monograph der Gattung, B. GRASSI<sup>4</sup>, fand, dass die Bauchsäckchen, die er als *vescicole ventrali* oder *segmentali* bezeichnet, bei *Sc. immaculata* am 1. und 12. Beinpaar fehlen, am 2. und 11. vielleicht rudimentär vorhanden sind. Er nannte sie ihrer Lage nach »interne ed alquanto posteriori rispetto alle zampe, . . . posteriori ed alquanto interne rispetto alle pseudozampe«. Über ihren Bau giebt GRASSI an, dass der distale, einziehbare Theil der Säckchen aus glatter Cuticula »senza evidente ipoderma«, der nicht einziehbare aus unebener Cuticula mit deutlicher Hypodermis besteht und die Basis einfach »d'un strato di cellule grosse e piuttosto piate« gebildet ist. Dies Lager großer (drüsiger) Zellen erscheine unterbrochen oder werde wenigstens sehr fein in einer gekrümmten Linie, in welcher die Blase direkt mit der Leibeshöhle zu communiciren scheine; »mentre nel resto della base, sui tagli, tra il cavo della vescicola e la muscolatura del corpo s'interpone l'or descritto

<sup>1</sup> J. A. RYDER, The structure, affinities and species of *Scolopendrella*. (Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1881.) pag. 79—86.

<sup>2</sup> J. WOOD-MASON, Notes on the structure, postembryonic development and systematic position of *Scolopendrella* (Ann. Mag. Nat. Hist. 5. ser. XII. 1883). pag. 61.

<sup>3</sup> R. LATZEL, Die Myriopoden der Österr.-ungar. Monarchie. II. 1884. pag. 17. Taf. I Fig. 8 z.

<sup>4</sup> B. GRASSI, Morfologia delle *Scolopendrelle* (I progenitori degli insetti e dei miriapodi. I.). Torino (1886). pag. 12—13.

strato cellulare in corrispondenza alla or indicata linea, la muscolatura mostrasi direttamente a contatto con la cavità vescicolare. Da besondere Muskeln fehlten, müsse man annehmen, dass die Säckchen sich passiv durch Füllung mit Blut ausstülpten und durch Austritt des letzteren wieder zurückträten. — Am äußersten Ende der Cuticula des Säckchens befände sich »una specie di bottone«, die sich nicht selten stark färbte, so dass man an die Gegenwart eines großen Kerns denken müsse.

Fast alle diese Angaben bedürfen der Berichtigung.

Um vorerst Klarheit über die Zugehörigkeit der Ventralsäckchen zu einem bestimmten Körpertheil zu geben, genügt eine kurze Schilderung des ventralen Hautskelets (vgl. Fig. 7).

Am ersten Körpersegment von *Scol. immaculata* Newp., die mir als Hauptobjekt der Untersuchung diente, sind die Hüften des nahe an den Kopf herantretenden Laufbeinpaars scharf von der übrigen Bauchfläche abgesetzt, am Innenwinkel abgerundet zugespitzt und einander bis auf einen Zwischenraum von nur 0,01 mm<sup>1</sup> genähert (Fig. 7 I).

Bei diesem nahen Aneinanderrücken der Hüften kommt es nicht zur Bildung einer scharf umschriebenen, besonders chitinisirten Ventralplatte, sondern die intercoxale Sternalfläche wird nur von der gewöhnlichen weichen Verbindungshaut gebildet, die vorn und hinten nur faltig begrenzte Zwischenschilder darstellt. — Am zweiten Körpersegment ist das Hüftglied innen nicht mehr so scharf vom Körper abgesetzt, sondern geht mit breiter flacher Basis allmählich in die Rundung des letzteren über. In der Verlängerung der trichterförmigen Hauteinstülpung, an die sich die eine hufeisenförmige Figur bildenden, nach hinten vorspringenden Apodemata ansetzen (Fig. 7 II ap.), welche von RYDER und WOOD-MASON irrthümlich für Tracheen angesehen wurden, verläuft über die Hüfte eine zarte Kerbe hin. Diese schneidet nach innen eine lang ovale, etwas geschweifte Platte ab, welche, obwohl ursprünglich zur Hüfte selbst gehörig, doch als besondere Belegplatte über der Verbindung mit dem Rumpf angesehen und als Episternum bezeichnet werden kann (Fig. 7 II ep.). Am äußeren Hinterrande dieser Episternalplatte liegt eine mit dem Basalende der Hüfte noch innig verwachsene, flache, rundliche Aufreibung (Fig. 7 II s.), die wie die Episternalplatte mit einzelnen

<sup>1</sup> Die Angabe der Maße geschieht nach einem erwachsenen Exemplar von 6 mm Länge.

längeren Borsten besetzt ist. Am Querschnitt dieser Auftreibung erkennt man unter der von der sonstigen Cuticula in nichts unterschiedenen Chitinhaut eine dichtere Anhäufung von Matrixzellen, von denen wie gewöhnlich nur die Kerne durch Färbung hervortreten.

Am dritten Leibessegment, das dem Metathorax der Hexapoden entspricht, tritt die bis zum elften herrschende Ausbildung der Coxalpartie schon in aller Bestimmtheit auf. Die Epimeren sind von dem Hüftstamm nach außen und hinten durch eine breite Furche abgetrennt, und bilden so eine selbständige Platte (Fig. 7 *III ep.*). Der im zweiten Segment zuerst deutlich erkennbare beulenartige Hüftanhang entwickelt sich vom dritten Rumpfgliede an zu einem länglich runden, stark über die Hüftebene vorspringenden Säckchen von 0,08 mm Länge und 0,036 mm Breite, das einer in der Mitte eingestülpten Kappe gleicht. Die basalen Wände dieses Hüftsäckchens werden von der gewöhnlichen, mit feinen Körnchen besetzten Chitinhaut gebildet, während der ausgedehntere, nach innen zurücktretende Boden aus glasklarer, zarter, vollkommen glatter Chitinhaut besteht. Wenn die Wände gegen einander zusammen-treten, wird die weiche Säckchenmitte fast vollkommen in den Leib hineingedrängt und der Zugang zu ihr nur mehr durch einen schief durchgehenden, am Vorderende dreieckig klaffenden Spalt bezeichnet, über den sich noch die Borsten auf den Klappenrändern schützend herüberlegen (Fig. 7 *III sac.*).

Solch entschiedener Verschluss tritt besonders häufig bei Thieren ein, welche lebend in heiße Glyceringelatine eingeschlossen wurden; hingegen stülpen sich die Taschen als zart blasige Auftreibungen bis zur Höhe der Kappenwände hervor, wenn man die lebenden Thiere in erwärmten 50—70%igen Alkohol wirft. Zur Untersuchung des Baues der Coxalsäckchen eignen sich solche Exemplare ganz besonders. Die Zahl der erwähnten Borsten auf den Klappenrändern beträgt bei jungen Thieren je drei, bei älteren je vier, und wächst nach hinten zu allmählich bis zum drittletzten Segment.

An Schnitten durch das dritte Segment lässt sich der allmähliche Übergang der Säckchenmitte (Fig. 10 *med.*) in die Taschenwände (Fig. 10 *k.*), eben so an der Chitincuticula als an der Matrixlage und ihrer fein längsgestreiften Basalmembran verfolgen. Die Chitinhaut des Säckchens ist meist in der Längsachse des Körpers fein gefältelt (Fig. 10 *med.*); als Beweis für ihre außerordentliche Quellungs-fähigkeit lässt sich anführen, dass sie sich oft mit Alaunkarmin, ja selbst mit Hämatoxylin gleichmäßig intensiv färbt. Zu

ihrer Matrixlage gehören ovale dicke Riesenkerne von 0,01—0,015 mm Länge, die sich sehr stark färben (Fig. 10 *n.g.*). Um diese Riesenkerne herum liegt ein aus tingirbaren, gelblichen, stark lichtbrechenden Körnchen bestehendes Plasma, das an den Inhalt von Drüsenzellen erinnert. In keinem der verschiedenen Präparate ließen sich die Grenzen der Zellen erkennen, zu welchen die Riesenkerne gehören; es scheint hier somit wie bei den viel kleineren und flacheren Kernen der gewöhnlichen Hypodermis ein Syncythium ausgebildet zu sein. Im Inneren des ausgestülpten Säckchens liegt eine bedeutende Blutmasse, welche durchaus mit der des Rückengefäßes übereinstimmt. Dies Blut stammt besonders aus dem Lateralsinus und den Bluträumen um den Bauchstrang, dringt in den Maschen des Bindegewebes bis zu den Hüftsäckchen durch und bewirkt, durch Leibeskontraktionen in dieselben hineingetrieben, die Füllung und das Hervortreten dieser zarthäutigen Taschen. Mit dem Blut tritt noch meist ein Theil des darunter liegenden Fettkörpers in die Ausstülpung hinein. — Sonst fanden sich noch manchmal scheinbar bindegewebige, zarthäutige, kernarme Membranstränge, welche sich vom Fettkörper bis an die distale Wand des Säckchens fortsetzten; von Nerven wurde nur ein zarter, an den Rückziehmuskel verlaufender Zweig nachgewiesen.

Das Einziehen des Säckchens geschieht mit dem Aufhören der Wirkung der Bauchpresse und mit der damit verbundenen Rückströmung des Blutes, und wird durch die Zusammenziehung eines sich einerseits an die innere Klappenhälfte, andererseits an die Ventralfläche des Hüftstammes ansetzenden, 0,006 mm breiten, deutlich quergestreiften Muskels (Fig. 10 *m.*) unterstützt, der auch den fast vollkommenen Schluss der Wandklappen bewirkt.

Da sich neue Somite vor dem später dreizehnten Segment durch von vorn nach hinten fortschreitende Sprossung einschieben, läßt sich an unausgebildeten Thieren auch die allmähliche Entwicklung der Hüftsäckchen verfolgen. Die ganze Einrichtung bestand an dem zehnten Segment eines solchen Stückes mit zehn Beinpaaren in einem flachen Buckel von ovaler Form (Fig. 8 *sac.*), der mit feinen Höckerchen besetzt war wie die übrige Haut, aber noch keine Borsten trug. Einen ähnlichen Bau zeigen die Coxaltäschchen auch am zwölften beintragenden Segment erwachsener Thiere (Fig. 1 *XII*), wo sie nur flache, fein gekörnte, spärlich beborstete Auftreibungen der weichen Verbindungshaut des Innenrandes der Hüften darstellen und den Winkel zwischen den scharf vorspringenden Hinterecken der eben-

falls verkümmerten Episternen und der Basis der Coxalgriffel ausfüllen. Im Querschnitt lassen sich aber auch bei ihnen 1—2 Rieskerne der Matrix nachweisen, deren umgebendes Plasma allerdings noch nicht die grobe Körnelung zeigt, die an den vorderen Segmenten auffällt.

An der ersten Anlage der Beinanhänge tritt das Endglied als lang ovaler Stummel deutlich hervor (Fig. 8 ru), da die Gliederung basalwärts vorschreitet; die erste Anlage der Coxalsäckchen scheint somit erst nach der Häutung und dem Hervortreten des fertig gebildeten krallentragenden Beines zu entstehen.

Durch die von Anfang ausgesprochene Verkümmern der Glieder des zu einem Sinnesapparat umgewandelten Beinrudimentes am dreizehnten Segment bleibt hier die Anlage der Coxalsäckchen ganz unterdrückt.

Auch bei *Scol. nothacantha* Gerv. und *Sc. nivea* Scop. entwickeln sich Coxalsäckchen; bei letzterwähnter Art sind sie breiter als bei *Sc. maculata*, weiter geöffnet und mit spärlicheren Randborsten besetzt. Auch hier verkümmern sie schon am zwölften Segment.

Die von GRASSI behauptete Kommunikation der Hüftsäcke mit der Leibeshöhle durch einen schmalen Schlitz kann ich nicht bestätigen, vielmehr ist die Verbindung mit den Bluträumen überall neben dem schiefen Bauchplattenmuskel, der nach GRASSI die Höhlung der Säckchen innen schließen sollte, weit und offen.

## 2) Diplopoda (Fig. 25—27).

Bei dieser Myriopodenordnung machte zuerst R. LATZEL auf ausstülpbare Bläschen in der Unterordnung der Chilognathen aufmerksam; so erwähnte er l. c. pag. 52 »drüsige Gebilde in den Hüften der Beine« und führte pag. 172 an, dass bei den Chordeumiden »die meist langen Beine theilweise durchbohrte Hüften haben, nur lange nicht so auffällig wie die Lysiopetaliden«. Von *Lysioptalum* bemerkte er, dass »das Hüftglied des 3.—16. Beinpaars ausstülpbare Wärrchen (Drüsen?) besitze«. Bei *Lys. degenerans* Latz. fehlten die Wärrchen; bei *Lys. illyricum* Latz. seien sie lang vorgestülpt; bei *Lys. fasciatum* Latz. säßen sie vom 3. bis zum 14. Beinpaar; bei *Lys. carinatum* Br. (und *L. insculptum* L. Koch) kämen bis zum 16. Beinpaar »ausstülpbare weißliche Warzen« vor; bei *Lys. anceps* Latz. seien sie weniger deutlich.



In der Familie der Polyzoniden erwähnte zuerst FR. MEINERT<sup>1</sup> bei *Polyzonium germanicum* Br. in den Hüften gelegene, »zurückziehbare Fortsätze« von ungefährrer Länge des dritten Gliedes; dieselben kommen nach R. LATZEL l. c. pag. 360 vom dritten Beinpaare an vor und werden als »vorstülpbare Haftwarzen« bezeichnet.

Bei Chordeumiden fand ich die von LATZEL erwähnten »durchbohrten Hüften« nur bei Männchen an dem zweiten Fußpaare des Kopulationsgürtels und den zwei folgenden des nächsten Doppelsegmentes mehrerer Arten von *Craspedosoma* wieder. Bei *Cr. Rawlinsii* Leach, wo sie frisch untersucht wurden, treten sie in den Hüften der Beinpaare des achten Gürtels, die sich durch ihre dunkle Pigmentirung auszeichnen, als graubraune flache Einsenkungen auf, die von einer weichen, am Rande radial gefalteten Haut überzogen sind (Fig. 27 b). Am Innenwinkel der Hüfte tritt bei ganz geringem Druck des Deckgläschens auf das frisch ausgelöste Bein eine schnabelartig vorspringende, von fein gehöckerter Chitinhaut gebildete Hautduplikatur vor, die in der Mitte von einem ziemlich weiten Schlitz durchbrochen ist, und bei etwas stärkerem Druck quellen diese Hautfalten bis zu 0,12 mm Länge als glashelle, von homogener, äußerst zarter Chitinhaut gebildete Blasen hervor, die mit dicken, drüsigen Epithelzellen ausgekleidet sind und im Inneren röthlich glänzende Sekretkugeln, vielleicht fettartiger Natur, von 0,008 mm Durchmesser führen. Bei allmählich verstärktem Druck tritt aus dem vorgestülpten Hüftsäckchen ein öliger Tropfen vor, den ich sich bilden und vergrößern sah, obwohl ich an der krystallklaren Cuticula keine Poren nachweisen konnte. An die Wand des Säckchens setzen sich zahlreiche, bis 0,004 mm dicke, oft deutlich quer gestreifte Muskeln an.

Bei manchen der zur Brunstzeit (Mitte April) untersuchten Männchen sprang bei dem Druck auf diese Hüfttaschen eine unregelmäßig gestaltete, oft etwas gebräunte, ovale Masse von gummiartigem Ansehen vor, die sich nur schwer zerdrücken ließ und in ihrem Inneren zahlreiche bohnenförmige, sehr stark lichtbrechende Körperchen von 0,0015 mm Länge enthielt, die ich für Spermatozoen ansehen möchte, welche durch ein wohl schon theilweise in den Geschlechtsausführgängen gebildetes Sekret zu einer Samenpatrone vereinigt sind (Fig. 27 a, *sp*). Eben solche Samenpatronen fand ich auch in den

<sup>1</sup> FR. MEINERT, Tilläg til Danmarks Chilognather (*Polyzon. germanicum*; (Naturh. Tidsskr. 3. R. Bd. VI. 1869—70). pag. 460.

Überträgern (ped. copulat.) eines während der Begattung getöteten Männchens von *Cr. Rawlinsii*, sowie ebenfalls in einer Länge von 0,065 mm in den Hüfttrudimenten des zweiten Kopulationsfußpaares im siebenten Körpergürtel im Herbst getöteter Stücke von *Cr. mutabile* Ltz., var. *fasciatum*.

Von *Lysiopetalum* untersuchte ich leider nur Alkoholexemplare, so besonders von *Lys. anceps* Latz., einer Art, die in feuchten Kellern Triests nicht selten ist. Hier sitzen die ausstülpbaren Bläschen in beiden Geschlechtern an den Hüften des 3.—16. Beinpaares und treten wie im Leben auch an den konservierten Stücken meist deutlich vor, was die Coxalsäcke der Chordeumidenmännchen nicht thun. Die ausgestülpten Säckchen waren an dem vierten Gürtel bis 0,4 mm lang und 0,15 mm breit, während sie eingestülpt eine spitze Tasche von 0,3 mm Länge bildeten; sie färbten sich mit Pikrokarmín lebhaft roth.

Die Cuticula der Säckchen (Fig. 25) ist glashell, am distalen Ende vollkommen glatt und ohne alle Poren: darunter liegt eine dünne Hypodermislage, deren Kerne sich schwer färben und nur 0,002 mm lang sind. In den Sack tritt eine bedeutende Blutmenge hinein, die in der Endhälfte eine leimartig durchscheinende, gelbliche, zähe Substanz bildete, an der sich nur an dünneren Schnitten die Zusammensetzung aus feinen Körnchen zeigte (Fig. 25 *sang.*); in der Basalhälfte, wo sie grobkörniger und lockerer ist, finden sich in ihr große Blutkörperchen zerstreut. Die Hüftsäcke werden durch oberflächlich gelegene Muskeln zurückgezogen, die aus 6—8 Strängen von je 0,006 mm Breite bestehen, deutlich quergestreift sind und meist von der Vorderseite der Hüften an das Ende des Säckchens verlaufen (Fig. 25 *musc.*). Auch hier ließ sich ein bindegewebiger Zellstrang an der Außenseite des Säckchens erkennen (Fig. 25 *conj.*). Von den Tracheen (Fig. 25 *tr.*) gehen zwar einige zarte Äste in die Hüften, in das Säckchen treten aber keine hinein.

Bei *Lys. fasciatum* Latz. aus Serbien sind die Säckchen von deutlicherem Matrixbelage ausgekleidet, der 0,003 mm dick ist und flache Kerne von 0,004 mm Länge enthält; die glasige Chitinhaut ist sehr zähe und 0,001 mm dick. Durch eine mittlere Einkerbung und den Ansatz der kräftigen Rückziehmuskeln an zwei Punkten der Säckchen bekommen letztere in dem halb ausgestülpten Zustande, wie sie das Alkoholmaterial zeigte, eine zweizipfelige Form.

Bei einer *Siphonophora*-Art von den Mölucken beträgt die Länge des Säckchens, das vom dritten Beinpaar an sich auf den

meisten Segmenten wiederfindet, bis 0,18 mm. Ähnlich wie bei *Lysiopetalum* wird es von vier zarten Rückziehmuskeln durchzogen, bildet die eingetretene Blutflüssigkeit eine gelbliche, zähe, gummiartige Masse mit wenigen größeren Blutkörperchen darin, ist die Matrix schwach entwickelt, die Cuticula glasig und zäh. In der Hüfte verlaufen viele Tracheen, von denen einige sogar in einer Schleife die Basalhälfte des Coxalsäckchens durchziehen, doch sah ich keine in letzterem sich verästeln.

Auch bei *Polyzonium germanicum* Br., das lebend untersucht wurde, finden sich in den Hüften ausstülpbare Säckchen auf der Mehrzahl der Segmente vom dritten Beinpaare an. Sie nehmen die innere Hälfte des Hinterrandes der Hüfte ein und ihr mit glatter glasklarer Cuticula bedeckter distaler Theil ist 0,025, der mit längeren Dornen besetzte basale 0,04 mm hoch. Sie sind nur in geringem Maße ausstülpbar und die Rückziehung wird durch 4—6 feine Muskelstränge besorgt, die von der Spitze des Säckchens an die Innenseite der Coxalwand verlaufen (Fig. 26). Auch hier sind die Säckchen mit Blutflüssigkeit gefüllt und vollkommen ohne Tracheen.

### 3) *Thysanura* (hierzu bes. Fig. 2—4).

In dieser Ordnung der Synaptera Pack. (= Apterygogenea Br.) sind die Ventralsäckchen in höherem Grade ausgebildet, schon länger bekannt und verdienen besondere Aufmerksamkeit.

In der Besprechung der einzelnen Gattungen ist stets folgende Reihenfolge eingehalten worden: *Campodea*, *Japyx*, *Nicoletia*, *Machilis*, *Lepismima*, *Termophila*, *Lepisma*.

#### 1) *Campodea* (hierzu Fig. 2, 11, 14—16).

FR. MEINERT<sup>1</sup> beschrieb zuerst vom 2.—7. Hinterleibssegment »eine taschenförmige Ausstülpung, die meist zurückgezogen sei und deshalb übersehen wurde. Sie bestehe aus einer dünnen feinen Haut und, wenn sie ausgestülpt sei, sehe man ihre Spitze mit einem Drüsenhaufen angefüllt; auch ein Muskel befestige sich inwendig«.

In einer eingehenden Abhandlung giebt B. GRASSI<sup>2</sup> über die

<sup>1</sup> FR. MEINERT, *Campodeae, en familie af Thysanurernes orden* (Nat. Tidsskr. 3. R. III. Bd. 1864—1865). pag. 425.

<sup>2</sup> B. GRASSI, *L'Japyx e la Campodea* (Atti dell' Acad. Gioenia di Sc. Nat. Ser. 3a. vol. XIX. Catania 1886). pag. 52—53.

Bauchsäckchen (*vescicole addominali* [segmentali]) an, dass sie sich in dem Intersegmentalraum vom 2. und 3. bis zum 7. und 8. Hinterleibsringe finden und als Bläschen anzusehen sind, die weit mit der Leibeshöhle communiciren, Blut enthalten und meist zurückgezogen erscheinen. Ihre Decke bestehe aus ganz feiner Cuticula ohne Porenkanälchen. Am Ende fänden sich »cellule grosse, probabilmente di natura ghiandolare«, an der Spitze »una cellula ovoidale che da un prolungamento verso il centro della vescicola«; diese Verlängerung gehe über in »una piccola massa lievemente granulosa e sparsa di 2 o 3 nuclei (2 o 3 cellule pluripolari, adossate l'una all'altra?)«; dass diese Masse nervöser Natur ist, hält GRASSI für sehr wahrscheinlich. Weiter erwähnt er drei Längsmuskeln, die vom Ende des Bläschens bis zum vorderen Segment verlaufen.

In einer wenig späteren Arbeit über *Campodea* beschrieb N. B. NASSONOW<sup>1</sup> die Ventralsäckchen als »Abdominaldrüsen«, scheint dieselben jedoch nur in ihrem eingezogenen Zustande kennen gelernt zu haben, da er l. c. pag. 37 zugiebt, die Ausstülpung am lebenden Thier nie gesehen und nur »auf Wirkung von Reagentien beobachtet zu haben, welche die Kontraktion der Muskeln verursachen«. So ist es NASSONOW denn auch entgangen, dass gerade die Einziehung der Ventralsäcke ein Willensakt des Thieres ist. Wie GRASSI giebt auch NASSONOW das Vorkommen besonderer, sich durch ihre Größe besonders auszeichnender Drüsenzellen »zwischen den Plattenepithelien« an (vgl. seine Fig. 36 d). »Jede Drüse habe Birnform; das schmale Ende könne nur auf dünnen Schnitten gesehen werden . . . . An diesem schmalen Ende bilde die Chitinschicht eine Öffnung, durch die das Exkret der Drüse einen Zugang in die Sackhöhlung habe.«

Das Resultat meiner Untersuchungen an derselben Art ist folgendes:

Am lebenden Thiere sind die am Hinterrande der 2.—7. Bauchplatte auftretenden paarigen Säckchen oft herausgestülpt, am abgeflachten Ende meist in gekrauste Falten gelegt und schmutzig gelbbraun gefärbt. An sehr großen Alkoholexemplaren aus Kärnthen, die ich der Güte des Herrn Dr. R. LATZEL verdanke, war, von vorn nach hinten zu an Intensität des Tons abnehmend, die Basis der stark hervorgetretenen Säckchen schmutzig lauchgrün, ihre Mitte zart olivengrün und ihr etwas wulstig übertretendes Endstück weißlich gefärbt, was ich an norddeutschen Thieren nie bemerkt habe.

<sup>1</sup> N. B. NASSONOW, Zur Morphologie der niedersten Insekten, *Lepisma*, *Campodea* und *Lipura*. 1887 (russisch).

Am zweiten Hinterleibssegment sitzen die größten Abdominalsäcke, welche bei Thieren von 6 mm Körpermaß selbst eine Länge von 0,06 und eine Breite von 0,028 mm erreichen. Während die Entfernung der Bauchsäcke von einander bis zum Hinterrande der siebenten Abdominalplatte relativ gleich bleibt, nimmt ihr Durchmesser allmählich nach hinten ab und beträgt am siebenten Hinterleibssegment nur 0,018 mm. Die Form der vollkommen ausgestülpten Säckchen ist walzenförmig, 2—4mal so lang als breit, von der Basis an schwach verjüngt, vor dem Ende aber scheibenartig verbreitert.

Die Chitinhaut ist an der Endfläche sehr zart, glatt und fein radial gefältelt, am Stamm fein gekörnelt; klappenartige Deckstücke fehlen der Wand vollkommen. Unter der Cuticula liegen am Ende des Säckchens meist 3—5 Riesenkerne bis zu 0,01 mm Durchmesser (Fig. 15 *n.g.*), welche von GRASSI und NASSONOW als Drüsenzellen angesehen wurden; die von Letzterem angegebenen »Ausführgänge« muss ich mit B. GRASSI bestreiten. Die Riesenkerne sind am Rande (fast 0,001 mm breit) hell kontourirt, wie das auch an den gewöhnlichen Matrixkernen bei Scolopendrella vorkommt; es ist dies wohl eine Wirkung der zusammenziehenden Eigenschaft des Alkohols. Um die ovalen Riesenkerne herum erscheint das syncythiale Plasma stärker lichtbrechend und mehr gelblich als das der gewöhnlichen Matrixzellen, doch nimmt diese Eigenart des Plasma mit der Größe der Kerne nach der Basis der Säckchen ab. Die Riesenkerne färben sich mit Hämatoxylin und Alaunkarmin viel heller roth als die Kerne der Matrix und erinnern darin an die Fettkörperkerne. Der nach außen von der schwer erkennbaren Basalmembran begrenzte Hohlraum des ausgestülpten Sackes ist besonders mit Blut angefüllt, das dicke, stark lichtbrechende, trüb blassgelbe oder gelbrothe Massen koagulirter Körnchen bildet, in denen einzelne größere Blutzellen herumschwimmen, und genau dem des Rückenganges gleicht. Hinter dem »Blutpfropfen« liegen eingetretene Fettkörpermassen, deren am frischen Thier mit öartiger Flüssigkeit gefüllte Vakuolen sich an Alkoholpräparaten entleeren und auf Schnitten leicht helle Kerne vortäuschen können. An das Ende der Säckchen setzen sich die schon von GRASSI erwähnten drei Muskeln an (Fig. 11 und 15), die außerhalb von den geraden Längsmuskeln verlaufen und nahe dem Vorderrande der Bauchplatte entspringen, zu welcher die Ventral-säcke gehören. Der äußerste von diesen Muskeln (Fig. 15 *m*<sub>1</sub>) ist 0,005—0,007 mm breit, und bis zum Ende deutlich quergestreift; an ihn setzt sich ein ziemlich starker Nervenast an. Die beiden

anderen Muskeln (Fig. 15 *m*<sub>2</sub>) sind nur 0,003—0,005 mm breit und färben sich zart rosa, doch lässt ihr grober Fibrillenbau und die nahe ihrem basalen Ansatzpunkte deutlich auftretende Querstreifung über ihre Natur keinen Zweifel. Das Matrixplasma ist an den etwas verbreiterten Ansatzstellen der Muskeln ungewöhnlich dicht. Im Inneren des Säckchens liegt ein schon von GRASSI bemerkter und als nervöses Element angesehener Zellstrang, dessen stark lichtbrechende, wenn auch dünne Wandung an Tracheen erinnert (Fig. 15 *conj*). Derselbe besteht jedoch nur aus einem Bindegewebsstrange mit inneren Kernen, wie solche häufig an den zipfelförmigen Endfortsätzen der Fettkörperhülle auftreten. Der Strang erweitert sich in der Mitte des Bauchsackes bis zu 0,008 mm; seine Kerne liegen an dieser Stelle, oberhalb deren eine Gabelung in zwei dünnere Zweige eintritt, zu 4—9 nahe bei einander, sind am oberen Ende eigentümlich zugespitzt und bei Behandlung mit Alaunkarmin nur hier gefärbt. Am Vorderende scheint der Strang sich mit der Fettkörpermembran zu verbinden, während er am hinteren nach einigen Windungen, die vielleicht bei der vollkommenen Vorstülpung der Säcke ausgeglichen werden, in eine sich kapuzenartig an die Basalmembran anheftende, mit einzelnen Kernen versehene Scheide übergeht. So ist dieser Bindegewebsstrang wohl als inneres Gerüst für die durch Blut ausgedehnten Ventralsäckchen anzusehen, auch ließ sich in seinem Hohlraum durchaus kein besonderer Inhalt von Blut etc. nachweisen.

Vom 3.—7. Abdominalringe werden die Säcke allmählich kleiner, besonders schmaler, auch tritt die reine Blutfüllung mehr hervor.

Am Hinterrande des achten Bauchschildes liegen in der Mitte zwei ovale, von vorn nach hinten konvergierende zartwandige Bläschen, welche an allen Stücken unrein durchscheinend waren und gerade über die unter und hinter ihnen liegende Geschlechtsöffnung hervorragten (Fig. 16). Diese Säcke sind im Inneren prall mit Blut gefüllt, auch zeigen sie an ihrer nach vorn umgebogenen Außenseite wie die Ventralsäcke der vorhergehenden Segmente einen starken, sich an die Bauchplatte des achten Segmentes anlegenden Rückziehmuskel (Fig. 16 *retr*). Zwar fehlen ihnen die Riesenkerne, doch treten letztere auch an den vorhergehenden Segmenten schon zurück. So gehören wohl auch diese medianwärts gegen einander zusammenrückenden Blasen zu den Ventralsäcken, und ihre besondere Umbildung scheint besonders durch ihre Lage auf einem der letzten Segmente und in der Nähe der Geschlechtsöffnung bedingt worden zu sein.

An manchen Alkoholstücken, besonders bei erwachsenen Weibchen, sieht man über der Kuppe des Bauchsackes eine geronnene, gelbliche, stark lichtbrechende klare Substanz, die, wie später bei *Machilis* gezeigt werden soll, vielleicht auf geronnenes Serum zurückzuführen ist.

2) *Japyx* (Fig. 3, 17—19).

Von dem am meisten verbreiteten Vertreter der Gattung, *J. solifugus* Hal., erwähnte FR. MEINERT<sup>1</sup>, dass der Hinterrand des ersten Bauchschildes sich »vor den anderen durch ein Paar flache Vorsprünge jederseits einer mittleren warzenförmigen Vorrangung unterschiede, die mit längeren Borsten besetzt seien«.

Weiter beschrieb B. GRASSI<sup>2</sup> bei derselben Art an der Bauchplatte des ersten Abdominalsegmentes »papille speciali«, die in beiden Geschlechtern gleich seien und aus einer mittleren und zwei lateralen Erhebungen beständen; die letzteren seien kurz, breit und mit zahlreichen und längeren Haaren besetzt, die mittlere schmaler und mit wenigen sehr kurzen Haaren versehen; an jede dieser drei Papillen gehe ein Nervenstrang. Weiter beschreibt derselbe eine in manchen Punkten abweichende Form aus Sicilien von 3,5—4 mm Länge, *J. Isabellae*, die »per lo meno« am zweiten und dritten Abdominalringe innerhalb der Bauchgriffel »Abdominal- oder Segmentalblasen besitze, die denen der Campodeen ähnlich wären«.

In seiner größeren Arbeit über die Thysanuren wiederholt B. GRASSI<sup>3</sup> diese Angaben dahin, dass er für *J. solifugus* das vollkommene Fehlen, für *J. Isabellae* das Vorkommen von Bauchsäckchen am zweiten und dritten Abdominalsegmente bestätigt und für letztere Art (wie für Campodea und Nicoletia) den wahrscheinlichen Besitz eines Nervenfadens mit distaler Endigung, das Vorhandensein einer sehr zarten Cuticula und sehr wahrscheinlich drüsiger Zellen angiebt.

Mein Untersuchungsmaterial bestand aus leider wenigen und zum Theil defekten Stücken mehrerer Arten.

Bei *J. gigas* Brauer aus Cypern, einer Art von 23—26 mm Länge, tritt an der ganzen Bauchplatte des ersten Abdominalsegmentes jederseits des schmalen, etwas eingesenkten Mittelschildes eine

<sup>1</sup> FR. MEINERT, Campodeae etc. (Nat. Tidsskr. 3. R. Bd. III. 1864—1865.) pag. 418.

<sup>2</sup> B. GRASSI, l'*Japyx* etc. (Catania 1886) pag. 18.

<sup>3</sup> B. GRASSI, Anatomia comparata dei Tisanuri. ([1867.] 1868.) pag. 38.

flache Vorwölbung der Seitentheile auf (Fig. 19). Am Hinterrande liegen jederseits des nur 0,125 mm breiten mittelsten Stückes, das eine einfache dünne Duplikatur der Ventralhaut darstellt, drei scharf begrenzte, von einer bindegewebigen Membran umschlossene Drüsenzellmassen (Fig. 19 *gland.*), welche selbst in zurückgezogenem Zustande den Plattenrand noch überragen und von einer schmalen Ringfalte (*a.*) eingeschlossen sind. Die äußerste Drüsenmasse ist bei 0,25 mm Länge 0,135 mm hoch und an den Vorderecken abgerundet. Die mittlere bildet einen eher abgerundet rechteckigen Körper von 0,23 mm Länge und 0,13 mm Höhe; die innerste ist flach und quer gestreckt, 0,26 mm lang und nur 0,09 mm hoch. Die beiden äußeren Drüsenmassen sind an ihrer freien Hinterfläche sehr dicht, die innerste spärlicher mit starren, spitzen, gelben Bristchen besetzt, die bis 0,03 mm lang werden und deren an der mittleren Masse gegen 100, an der äußersten über 200 vorkommen. Die Drüsenzellen sind trübe durchscheinend, von gelblicher Farbe.

Jederseits des mittleren einfachen Bauchplattenstückes setzt sich ein ganz oberflächlich gelegener Muskel an die dorsale Seite der Hinterwand. Eben so tritt zwischen die innerste und über die mittlere Drüsenmasse ein stärkerer, am vorderen Ansatz (im ersten Drittel der Bauchplatte) in acht Stränge zerfallender und zwischen die mittlere und die äußere Drüsenmasse ein noch kräftiger entwickelter Muskel. Letzterer setzt sich in der Nähe des mittleren Muskels in ebenfalls mehreren Strängen an und tritt wie der innerste am hinteren Ende mit scharfer keilförmiger Zuspitzung an den Bauchplattenrand. Außer diesen Muskeln finden sich noch jederseits zwei ca. 0,001 mm breite zarte längere Stränge, die über den stärkeren Zügen vom vordersten Drittel der Bauchplatte gegen die zugespitzten Köpfe der beiden äußersten Muskeln verlaufen; endlich liegt vor der äußersten Drüsenmasse ein kurzer breiter, in der Mitte eingeschnürter Stamm, der sich hinten in der Nähe der Drüsenhülle ansetzt. An den äußeren der starken Längsmuskeln verläuft ein deutlicher Nervenstrang (Fig. 19, der innere *nerv.*).

Auch an der zweiten Abdominalplatte (Fig. 18) ist die nach vorn einspringende Duplikatur des Hinterrandes noch 0,16 mm breit. Leider war das untersuchte Stück, welches ich der Güte des Herrn Prof. Dr. Fr. BRAUER verdanke, gerade an diesem Segment stark macerirt, so dass sich nur noch das Vorhandensein einzelner der im ersten Abdominalsegment nachgewiesenen Muskeln feststellen ließ. So fand sich der schlanke, sich über der äußeren Drüsenmasse



ansetzende Strang wieder und eben so Reste des über dieser Masse gelegenen und des innerhalb von ihr an den Plattenrand herantretenden Muskels. Sonst ließ sich nur eine in Verlängerung der äußeren Drüsenmasse gelegene, ihr wohl entsprechende weichhäutige, mit ganz glatter, zarter Chitinhaut bekleidete schwache, 0,1 mm breite Vorstülpung der Intersegmentalhaut erkennen (Fig. 18 *sac.*), deren Inhalt sich auf Längsschnitten als aus Fettkörper und Blutmassen bestehend erwies und die somit ihrer Lage und ihrem Bau nach den Bauchsäcken von *Campodea* gleichzustellen wäre.

Am dritten Abdominalsegment ist die Hinterrandsduplikatur der Bauchplatte an den Seiten auf 0,03, in der Mitte auf 0,01 mm zurückgegangen, um auf den nächsten Ringen allmählich ganz zu verschwinden.

Bei *J. solifugus* Hal. liegt an der Bauchseite des ersten Abdominalsegmentes jederseits eine durchgehende, 0,3 mm lange und 0,08 mm breite flache Vorwölbung, die durch einen 0,45 mm breiten Raum getrennt wird. Auf jeder Vorwölbung stehen 20—30 lang spießförmige, bis 0,03 mm lange hohle Borsten. Eine ziemlich schwache Längsmuskulatur verläuft über der Mitte der Vorwölbung und außerhalb derselben an den Hinterrand der ersten Bauchplatte, und so scheint die Beweglichkeit der letzteren sehr gering zu sein.

Der Bau der Drüsenmassen am ersten Hinterleibsringe von *J. gigas* wurde an Längsschnitten untersucht (vgl. Fig. 17). Die auf der Cuticula stehenden Härchen (*set.*) sind gelblich und bis zur Spitze von einem weiten Kanal durchzogen, der scheinbar direkt in den langen Hals einer einzelligen Drüsenzelle (*gland.*) übergeht. Die Ausführungsgänge sind in der Mitte oft stark aufgeblasen, während sie sich am Ende wieder bis zu 0,001 mm Durchmesser verschmälern.

Ähnlich lässt sich auch bei *J. solifugus* der Übergang des die hohlen kurzen Haarstacheln durchziehenden Kanals in den dünnen, 0,02—0,03 mm langen Ausführungsgang einzelliger rundlicher Hautdrüsen von 0,005—0,008 mm Durchmesser erkennen.

Bei einer kleinen Triestiner Form, die ich auf GRASSI's *J. Isabella* beziehen möchte, liegt am Hinterrande der meisten Ventralplatten innerhalb der beweglichen Griffel ein zarthäutiger, auf unbedeutende Erweiterungen der Intersegmentalhaut zurückführbarer Sack. Auf Längsschnitten zeigte derselbe schwach entwickelte Rückziehmuskeln, unter der zarten, am Ende manchmal fein gefalteten Cuticula einzelne größere Kerne und im Inneren dichte Blutmassen

mit zerstreuten größeren Blutzellen. So weit das geringe Untersuchungsmaterial es erkennen ließ, scheint diese Einrichtung auch am ersten Abdominalsegment und dann bis zum siebenten vorzukommen, jedoch nur am zweiten bis dritten mehr entwickelt zu sein.

### 3) *Nicoletia*.

Bei dieser interessanten, in gewisser Weise zwischen *Campodea* und *Machilis* stehenden Gattung beschrieb zuerst NICOLET<sup>1</sup> an den Hinterleibsringen innerhalb der Abdominalgriffel »un petit corps vésiculeux et ovale, faisant probablement partie des organes de la respiration«; der Abbildung nach (l. c. Taf. V Fig. 10) reichen die Bauchsäckchen bis zum achten Hinterleibssegment.

B. GRASSI gibt in seiner kurzen Mittheilung über dasselbe Genus<sup>2</sup> leider nur an, dass die »vescicole segmentali« wie bei *Campodea* und *Machilis* lägen und eben so gebaut seien, sowie dass sie am ersten Abdominalsegment vielleicht fehlen, sicher aber<sup>3</sup> vom zweiten bis achten Segment vorkommen und wahrscheinlich einen eigenen Nervenfaden besitzen.

### 4) *Machilis* (Fig. 4, 20—24).

Bereits GUÉRIN<sup>4</sup> beobachtete, dass am ersten Abdominalsegmente von *M. maritima* ein, am zweiten bis fünften jederseits zwei, am sechsten rechts zwei, links ein, am siebenten bis achten jederseits ein birnförmiges, ziemlich dickes, weißes Bläschen hervortrat.

Auch MENGE<sup>5</sup> scheint die Abdominalsäcke von *Machilis* gesehen zu haben, denn seine Behauptung »Exemplare von *Machilis* gefunden zu haben, bei denen die Eier an den Hinterleibsanhängen befestigt waren«, lässt sich nur dadurch erklären, dass er die ovalen weißlichen Bauchsäcke für Eier angesehen hat, obwohl die Ähnlichkeit mit Eiern überhaupt nur eine durchaus oberflächliche ist.

<sup>1</sup> H. NICOLET, Essai sur une classification etc. des Thysanoures (Ann. de la Soc. Ent. de France 2. sér. V. 1847). pag. 353.

<sup>2</sup> B. GRASSI, Cenni anatomici sul genere *Nicoletia* (I progenitori etc. Mem. IV). (Bullettino della Soc. Ent. Ital. XVIII. 1886—1887). pag. 6.

<sup>3</sup> B. GRASSI, Anat. comp. dei Tisanuri etc. (1888). pag. 38.

<sup>4</sup> GUÉRIN, Notes sur des organes semblables aux sacs branchiaux des Crustacés inférieurs, trouvés chez un insecte hexapode (Ann. sc. nat. 2. sér. Tome V. 1836). pag. 374.

<sup>5</sup> A. MENGE, Die Myriopoden etc. von Danzig (1851). pag. 18.

Weiter beobachtete J. WOOD-MASON<sup>1</sup> das Austreten der Ventral-säcke bei dem Eintauchen des Thieres in Alkohol und fand auch zuerst einen mächtigen Rückziehmuskel, »der sich am distalen Ende in wenigstens vier Zweige theilte, welche sich dann an die innere Oberfläche des dünnen, glatten und zarten Epithelbelages« ansetzten; die zurückgetretenen Blasen sollten sich nach außen durch einen Porus öffnen, »der von einem am freien Rande mit Borsten besetzten Chitindeckel geschützt sei«. Bei *M. maritima* fand er am ersten, sechsten und siebenten Abdominalringe je zwei, an den dazwischen liegenden je vier Blasen, bei *M. polypoda* deren an jedem Ringe höchstens zwei.

B. GRASSI<sup>2</sup> erwähnte von den Abdominalsäcken nur, dass sie »weit mit der Leibeshöhle communiciren« und durch Blutfüllung hervortreten; ihre Epithellage bestehe aus einer Schicht von Zellen, die größer als die der Hypodermis und vielleicht drüsig seien: die Eintrittsöffnung der Säcke sei mit Haaren umgeben, doch fehle ihr der von WOOD-MASON angegebene Deckel.

Ausführlicher geht J. T. OUDEMANS in seiner Arbeit über *Machilis*, die unabhängig von der B. GRASSI's entstand und wenig später publicirt wurde<sup>3</sup>, auf die »ausstülpbaren Bläschen« ein. Er giebt ihre Zahl zu konstant 22 an, die am ersten Abdominalringe wie am sechsten und siebenten zu je einem, an den dazwischen liegenden zu je zwei Paaren auftreten. Der Rückziehmuskel theilt sich nach OUDEMANS in drei bis vier Bündel, welche sich an der mit einer dünnen Hypodermis bekleideten Wand des »Bläschens« ein wenig dorsal von dessen Spitze anhefteten, wodurch die mehr ventrale Neigung der gefüllten Säckchen erklärt werde. An den Segmenten mit vier »Bläschen« liege der zu den innersten Bläschen gehende Muskel über den anderen. Auch OUDEMANS erklärt das ventrale behaarte Stück an der Basis der Säckchen, das beim Aus- und Einstülpen vorwärts und rückwärts bewegt werde, für »weiter nichts als den Übergang des Chitins der Bläschenwand in das Chitin des Bauchschildes.«

<sup>1</sup> J. WOOD-MASON, Morphological notes bearing on the orig. of insects (Trans. Ent. Soc. London 1879). pag. 158—160.

<sup>2</sup> B. GRASSI, Contribuzione allo studio dell' anatomia del genere *Machilis* (I progen. etc. Mem. III.). (Accad. Gioenia. Sc. Nat. Catania. XIX.) 1886. pag. 19.

<sup>3</sup> J. T. OUDEMANS, Beiträge zur Kenntnis der Thysanura und Collembola (Bijdragen tot de Dierkunde 1888 [holländ. Ausgabe. Juni 1887]). pag. 168.

Vor Kurzem wiederholte S. JOURDAIN<sup>1</sup> an *M. maritima* einige der erwähnten Einzelheiten wohl auf Grund eigener Beobachtungen, aber ohne jede Litteraturangabe.

Nach meinen Untersuchungen stimmen die beiden Arten von *Machilis* in Zahl, Bau etc. der Ventralsäcke durchaus überein.

Am Vorderrande der Ventralfläche des ersten Abdominalsegmentes liegt ein 0,08 mm hoher, hinten in einem Winkel von 140° vorspringender unpaarer Schild (vgl. Fig. 24 *sc.int.*). Jederseits des letzteren tritt, durch einen durchgehenden medianen Spalt getrennt, eine flach gewölbte Platte auf, die sich an den Seiten frei abhebt: hinten vereinigen sich diese zwei Platten und bilden eine Duplikatur, die fast die Hälfte der Segmentlänge einnimmt. Nahe den Platten sitzen in der Duplikatur des Hinterrandes willkürlich zurückziehbare Abdominalsäckchen, die sich ca. 0,4 mm weit<sup>2</sup> ausstülpfen und gelblich durchscheinend sind. Die distale Wölbung am freien Ende derselben ist in der Mitte schmal und deutlich eingedrückt und an diese Einsenkung, die der Ventralfläche zu gerichtet ist, setzen sich drei stark quergestreifte Muskeln (vgl. Fig. 24 *retr.med.*) an. Jederseits von diesen mittleren tritt ein außen schräg abgestutzter Muskel von 0,009 mm Breite an die Säckchenwand heran. Hinter dem Austritt aus den Säckchen legen sich diese Muskeln hart an einander und bilden so einen fast einheitlichen, von gemeinsamer bindegewebiger Membran umgebenen Komplex, an den ein Nerv verläuft (vgl. Fig. 24 *nerv.*).

Außer diesen sekundären und nur die Zurückziehung der Säckchen bewirkenden, finden sich noch zwei blässere und weniger scharf quergestreifte Muskeln (vgl. Fig. 24 *long.ventr.*), welche bisher übersehen wurden. Dieselben setzen sich an den Vorderrand und entspringen wie die vorher besprochenen nahe dem Hinterrande der paarigen Bauchplatten; sie sind als die Vertreter der Bauchlängsmuskeln anzusehen, die allerdings Zeichen von Unterdrückung bemerken lassen, und werden von einem ziemlich kräftigen Nerven versorgt.

In eingezogenem Zustande bildet jedes der Säckchen eine Tasche, deren Ränder dem bei den Drüsenmassen von *Japyx gigas* erwähnten

---

<sup>1</sup> S. JOURDAIN, Sur le *Machilis maritima* (Compt. Rend. Tome 108. 1888). pag. 623—625.

<sup>2</sup> Dieses Maß ist nach Alkoholmaterial gemacht; an frischem sind sie bedeutend größer.

Ringe entsprächen. An der Ventralseite ist der Rand in feine Spitzen ausgezogen, während die Dorsalseite eine Reihe von ca. 30—40 längeren, nach unten gekrümmten Gelenkborsten trägt, die bei vollkommenem Zurücktreten der Säckchen meist zwischen die Spitzen des Ventralrandes fallen. Diese Verschlussborsten sind 0,04 mm lang und an der Basis 0,002 mm breit, innen von einem feinen Kanal durchzogen, sitzen einem engen Porus auf und stehen in einem dreiseitigen weiteren Balge mit verdickten Wänden. An die Borstenbasis tritt ein feiner Strang heran, der nicht vollständig verfolgt werden konnte, aber wohl im Zusammenhange mit kugeligen, 0,02—0,04 mm von ihr entfernten Kernen steht, die in Zahl und Lage genau den Borsten entsprechen und von außen meist durch zwei Chitinhautfalten eingeschlossen erscheinen. Diese Kerne sind 0,009 mm dick, wovon das sich stark färbende Kernkörperchen  $\frac{1}{4}$  einnimmt, und gehören wohl zu einzelligen Drüsen, die in die Haare münden, aber verkümmert erscheinen; mit Nerven stehen sie nicht in Verbindung. — Vom zweiten bis fünften Abdominalsegment bildet der unpaare Bauchschild allmählich einen spitzeren Winkel und die paarigen Platten tragen am Hinterrande jede zwei ausstülpbare Säcke (Fig. 24), deren inneres Paar dem des ersten Segmentes entspricht und zugleich größer ist als das äußere. Der Muskelverlauf gleicht dem im ersten Abdominalsegment; höchstens tritt ein größerer Bündelzerfall der seitlichen Rückzieher der Säckchen ein.

Am sechsten Hinterleibssegment tritt, wie am ersten, nur ein Paar Bauchsäcke auf, die auch in der Vertheilung ihrer Muskeln den anderen gleichen, doch sind die mittleren Längsstränge in nur zwei Bündel zerfallen und entspringt der ganze Rückzieher aus nur drei Wurzeln, die sich erst in der Mitte der Bauchplatte theilen. Auch die zwei inneren Bauchplattenlängsmuskeln sind noch deutlich.

Wie im sechsten fehlt auch im siebenten Hinterleibsringe das äußere Bauchsackpaar; die paarigen Bauchplatten treten hinten bogig vor und bilden eine Art Klappe, da sie in der Mitte vollständiger getrennt sind und durch besondere, zuerst am sechsten Hinterleibssegment auftretende Muskeln von einander entfernt werden können.

Zur Untersuchung der feineren Zusammensetzung der Bauchsäckchen und ihres Inhaltes braucht man durchaus Exemplare mit ausgestülpten Bläschen, und so wurden die lebenden Exemplare, welche ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. J. T. OUDEMANS verdanke, meist in Flüssigkeiten von 40—50° Wärme getödtet, und zwar besonders, wie OUDEMANS es angab, in 70%igem Alkohol,

außerdem aber auch in 0,01%iger Übersmiumsäure und starker Goldchloridlösung.

Auf der ventralen Säckchenwand bilden die Matrixzellen ein ausgesprochenes Syncythium. In der sehr feinen und dünnen Plasmamasse heben sich flache längliche Kerne ab, die durchaus denen der übrigen Körperhaut entsprechen (Fig. 20). Sie sind 0,01—0,012 mm lang und 0,003—0,0045 mm breit und führen im Inneren meist zwei sich stark färbende Kernkörper und nahe der Oberfläche ca. 20—30 Vakuolen. Diese Kerne liegen so nahe zusammen, dass ihre Länge die gegenseitige Entfernung meist übertrifft.

Durch Ausbildung von Zellgrenzen etc. geht in den Säckchen die Matrix der Bauchfläche ziemlich rasch in das Epithel der Rückenwölbung über, welche gegen den Körper gerichtet und so vor äußeren Verletzungen verhältnismäßig geschützt ist. Die Kerne dieses Zellbelages (Fig. 21) sind in der Mittelfläche ganz kugelig und haben einen Durchmesser von 0,006 bis höchstens 0,008 mm. Im Inneren liegt meist nur ein rundes, sich stark färbendes Kernkörperchen. Um die Kerne herum bildet das Zellplasma an den Osmiumpräparaten (vgl. Fig. 22) durch übermäßige Kontraktion einen hellen Hohlraum, indem es sich von dem Kerne geschlossen und gleichmäßig zurückzieht und mit letzterem nur durch feine Plasmanetze in Verbindung bleibt<sup>1</sup>. Wie sich ebenfalls besonders an Längsschnitten der mit Übersmiumsäure behandelten Säckchen, aber auch schon an den bloßen Alkoholpräparaten erkennen ließ, bildet das 0,002 mm dicke Zellplasma zur Fläche senkrechte, dicht gestellte Stränge (Fig. 22 str.), welche auf dem Schnitt wie Streifen, von der Fläche wie grobe Körnelung erscheinen.

Die Entfernung der Kerne von einander beträgt meist 0,01 mm, oft aber auch bedeutend weniger. Die Zellgrenzen sind unregelmäßig sechseckig und auch an frischen Thieren deutlich; der Durchmesser der Zellen, die oft zwei Kerne enthalten, beträgt meist bis 0,2 oder 0,3 mm.

Im Inneren der ausgestülpten Säcke erkennt man zarte, viel verästelte Bindegewebsstränge, die sich von Wand zu Wand ziehen: Nerven habe ich an den Epithelbelag nicht herantreten sehen. Die Chitincuticula, welche die Außenhülle der Säckchen bildet, ist zart, glasig und weich; an ihr ließen sich keine Poren nachweisen.

<sup>1</sup> Die feinen Plasmanetze des Zellinhalts sind besonders schön nach der Behandlung mit Alaunkarmin zu erkennen.

5) *Lepismina*.

B. GRASSI<sup>1</sup> erwähnt, dass *Lep. pseudolepisma* Gr., welche nur an den drei vorletzten (7.—9.) Abdominalringen Griffel (Styli) trägt, am ersten Hinterleibsringe »zwei Säckchen besitze, von denen er nicht wisse, ob sie protraktil seien, die aber jedenfalls für den Segmentblasen homolog gehalten werden müssten, mit denen sie große Ähnlichkeit in der Struktur zeigten; ein vielleicht homologes Organ läge noch innerhalb der Ventralgriffel des siebenten Hinterleibsringes« (später<sup>2</sup> giebt GRASSI für letzteres das achte Segment an).

An der *L. polypodia* Gr., zu der auch wohl die von mir verglichene Triester Form gehört, fehlen die Ventralsäcke vollkommen; ich vermuthe, dass dies auch bei GRASSI's *L. pseudolepisma* der Fall ist und die »organi paragonabili alle vescicole« vielleicht drüsiger Natur sind.

Bei *Termophila* und *Lepisma* fehlen die Ventralsäcke durchaus.

4) *Collembola* (Fig. 4, 5, 28).

Der »Ventraltubus« der Collembolen sitzt bei allen bekannten Arten am ersten Abdominalsegment und besteht aus einer unpaaren Röhre von oft beträchtlicher Länge, die sich am freien Ende meist in zwei kürzere, oder sehr gestreckte (*Smynthurus*) zartwandige Säcke auszieht.

Diese Säcke sind schon lange bekannt und bereits NICOLET<sup>3</sup> bemerkte, dass sie innen mit »petites glandes fort nombreuses et disposées régulièrement sur toute leur surface« besetzt sind.

Später fand v. OLFERS<sup>4</sup>, dass diese Säckchen, sobald sie zurückgezogen sind, durch einen besonderen Klappenverschluss bedeckt werden, der sich bei ihrem Hervortreten wieder öffnet; er fand auch einen Muskel, der vom Rücken des Thieres entspringt und sich an die Spitze des Säckchens ansetzt; bei *Smynthurus* sah er noch einen zweiten Strang an die Säckchenmitte verlaufen.

<sup>1</sup> B. GRASSI, Altre ricerche sui Tisanuri (1887). pag. 20.

<sup>2</sup> B. GRASSI, Anatom. compar. dei Tisanuri etc. (1885). pag. 38.

<sup>3</sup> NICOLET, Rech. pour serv. à l'hist. nat. des Podurelles. 1841. pag. 42.

<sup>4</sup> E. DE OLFERS, Annotationes ad Anatomiam Pudorarum (Diss. inaug. Berol. 1862). pag. 22.

T. TULLBERG<sup>1</sup> untersuchte den Ventraltubus in den zwei wichtigsten Formen, bei Orchesella und Smynthurus.

Bei Orchesella erscheint derselbe nach TULLBERG in eingezogenem Zustande als eine weite haarige, in der Mitte längsgefurchte Röhre, die sich mit einem abgesetzten Fußtheil von der weichen Ventralhaut erhebt und an ihrem Ende durch ein Paar Klappen, die wohl nur als bewegliche Theile der Röhre aufzufassen sind, geschlossen ist. Sobald die Wirkung der Rückziehmuskeln aufhört und die Röhre sich mit Blut füllt, quellen unter den Klappen zwei rundliche Blasen hervor, die mit feiner Cuticula bekleidet sind und an ihrer Wand große Zellen führen. Die Rückziehmuskeln bestehen jederseits aus vorderen und seitlichen Strängen, die sich an die Klappen ansetzen, und einem an das Ende des Bläschens herantretenden Bündel.

Die großen Zellen im Inneren des Sackes seien mit einem Ende an dem Sarkolemm der Muskeln, mit dem anderen, distalen am Säckchen befestigt. —

Für Smynthurus bestätigt TULLBERG im Allgemeinen die Angaben von v. OLFERS und erwähnt, dass die zurückgezogenen langen und dünnen Säckchen im Inneren des Leibes jederseits des Darmrohres eine Schleife bilden und die beiden Rückziehmuskeln sich nahe bei einander in der Rückenmittellinie befestigen. Auch hier bestehen die Säcke nach TULLBERG »aus zwei Lagen«, die der Matrixschicht und der über ihr liegenden Cuticula entsprechen; auf letzterer treten halbkugelige Vorwölbungen auf. Die großen Zellen, die im Ventraltubus von Orchesella erwähnt wurden, hat TULLBERG bei Smynthurus nicht wieder gefunden.

J. LUBBOCK's Angaben über den Ventraltubus enthalten einige Bemerkungen über die Mechanik desselben; so wird hervorgehoben<sup>2</sup>, dass das Hervorstülpen »nicht durch Muskelkraft erfolgen könnte außer durch die indirekte Einwirkung derjenigen Muskeln, welche die Leibeshöhle zusammenziehen und so, den allgemeinen Druck verstärkend, die zwei Fäden auspressten«.

In seiner Arbeit über *Macrotoma plumbea* beschrieb endlich

<sup>1</sup> T. TULLBERG, Sveriges Podurider (Kongl. Sv. Vet. Ak. Handl. Bd. X. No. 10). 1872. pag. 17—18. Mit Abbildungen.

<sup>2</sup> J. LUBBOCK, Monograph of the Collembola and Thysanura (Ray Society). London 1873. pag. 93.



SOMMER<sup>1</sup> im Ventraltubus die schon von TULLBERG erwähnten großen Zellen als einzellige Hautdrüsen von 0,117 mm Länge mit zartem cuticularen, 0,011 mm dickem Ausführungsgange, der sich an die Oberfläche der »Haftlappen« verfolgen ließ, »wo er mit einer runden Öffnung nach außen mündete«. SOMMER ist noch der, wie schon OUDEMANS bemerkte, irrigen Ansicht, dass die Muskeln des Tubus die Ausstülpung desselben bewirkten.

Meine Untersuchungen, von denen hier nur einige Punkte berührt werden sollen, erstrecken sich auf Vertreter der verschiedenen Entwicklungshöhe des Ventraltubus: auf Podura, wo er nur eine champagnerpfropfenähnliche Hervorragung bildet, die auf der Endfläche durch eine seichte Längsfurche getheilt wird; auf Isotoma, Orchesella und Tomocerus (Macrot.) plumbeus, wo sich die erste Andeutung von Säckchen findet, die als blasige dünne Erweiterungen der Endscheibe anzusehen sind, und auf Smynthurus.

Da die Funktion und damit auch der Bau des Ventraltubus den Gegenstand einer besonderen Arbeit zu bilden bestimmt ist, sei hier nur kurz erwähnt, dass dieser Anhang an seiner Basis von beborsteter Chitinhaut wie die übrige Bauchfläche bekleidet ist und dass gewisse Theile derselben zwischen dem Basalstiel und der unbehaarten krystallklaren Cuticula des meist eingezogenen, distalen Theiles bei dem Zurückziehen der Säckchen durch eine gelenkartige Verbindung sich gegen einander legen und als »Klappen« die Röhre schließen. Diese Klappen sind oft lebhaft gefärbt und haben hinten ihre eigenen Rückziehmuskeln. Die sehr starken Einzieher des Säckchens setzen sich an die Mitte desselben an, während besondere, sich an die Stielwände ansetzende Beuger und Strecker den ganzen Tubus in allerdings geringerem Grade nach vorn und hinten bewegen. Außerdem findet sich im Hohlraum des Säckchens bei *Macrotoma* und anderen langgestreckten Formen noch ein durchgehender, bindegewebiger Längsstrang. Innen ist der Tubus mit einer zarten, undeutlichen Hypodermis ausgekleidet, in der bei den langgestreckten Formen wenig zahlreiche, oft sehr große einzellige Drüsen liegen, die mit einem feinen Porus nahe der Mitte sich öffnen und nur bei *Smynthurus* zu einer dichten Lage zusammentreten und jede innerhalb einer halbkugeligen Cuticularauftreibung ausmünden. Die Drüsen schwärzen sich an Osmiumpräparaten intensiv.

<sup>1</sup> A. SOMMER, Über *Macrotoma plumbea*. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. (Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XL. 1885.) pag. 692.

## II. Funktion der Bauchsäcke.

M. GUÉRIN<sup>1</sup>, der Entdecker der Ventralsäcke, hielt diese bei Machilis für Athmungsorgane »analogues à ceux qu'on trouve sous l'abdomen de beaucoup de crustacés et qui sont places à la base des fausses pattes abdominales«; derselben Deutung schloss sich auch NICOLET an.

Nachdem TH. v. SIEBOLD später die Tracheen von Machilis aufgefunden hatte, zog er daraus den Schluss<sup>2</sup>, dass den von GUÉRIN für Respirationsorgane gehaltenen Säcken »eine andere Bedeutung zukommen müsse«.

Die meisten Angaben späterer Beobachter beschränken sich darauf, die Ausstülpbarkeit der Ventralsäckchen bei den einzelnen Gattungen hervorzuheben. Bezüglich des Vorganges der Ausstülpung sei hier auf die irrthümliche Vorstellung hingewiesen, welche mehrere, besonders neuere Autoren sich von diesem einfachen Bewegungsakt gemacht haben.

Vor Allem ist daran zu erinnern, dass die meisten Beobachter, so z. B. auch NASSONOW und J. WOOD-MASON, den zurückgezogenen oder eingestülpten Zustand der Säckchen für diejenige Form hielten, in der hauptsächlich ihre Funktion in Thätigkeit trete und so übersahen, dass dann die Entwicklung der mächtigen Rückziehmuskeln keine Erklärung findet. Aus der Annahme, dass die Funktion der Ventralsäcke mit dem Invaginationszustande beginne<sup>3</sup>, erklärt es sich auch, dass beide Forscher zu der Annahme getrieben wurden, die bis vor Kurzem die herrschende war: dass wir es hier mit drüsigen Organen zu thun haben, deren Sekret sich in die Einstülpungshöhle ergösse und durch den Schlitz ausgeführt würde. Diese Deutung wurde noch besonders durch eine Angabe J. WOOD-MASON's gekräftigt<sup>4</sup>, nach der »die frisch ausgestülpten Säckchen von Machilis mit einem Überzug von Flüssigkeit, dem Sekretionsprodukt der Drüse

<sup>1</sup> Ann. sc. nat. 2. sér. Bd. V. 1836. pag. 374.

<sup>2</sup> v. SIEBOLD und STANNIUS, Vergleich. Anatomie etc. I. 1848. pag. 620.

<sup>3</sup> Meiner Ansicht nach beruht der Zustand, in welchem sich die Ventralblasen am konservierten Material erhalten, auf physikalischen Ursachen; so quollen die Bläschen in allen benutzten Flüssigkeiten hervor, sobald dieselben nur gehörig erwärmt waren, und ihr Vortreten ist somit wohl auf die Ausdehnung der Leibeshöhlenflüssigkeit durch die erhöhte Temperatur zurückzuführen.

<sup>4</sup> J. WOOD-MASON, Entomol. Notes etc. (1879). pag. 159.

bedeckt seien«; »its microscopic appearance being precisely that of an object examined under the microscope before the spirit from which it has been taken has had time to evaporate from its surface, and a minute drop of fluid being left upon a piece of glass applied to it.

So wurden die Ventralsäcke denn von J. WOOD-MASON als »glandular pouches« bezeichnet und geradezu als »renal« oder »segmental-organs« angesprochen, wofür derselbe l. c. pag. 159 besonders geltend machte, »dass bei Thysanuren keine MALPIGHI'schen Gefäße entdeckt wären, Lepisma ausgenommen, wo die Blasen fehlten«.

Ähnlich wie WOOD-MASON deutete auch NASSONOW<sup>1</sup> die Ventralsäcke von Campodea geradezu als Segmentalorgane, indem er vor Allem für die exkretorische Deutung geltend machte, dass ihre respiratorische Funktion noch nicht erwiesen sei.

B. GRASSI betonte in mehreren seiner Arbeiten die Ausstülpbarkeit und Rückziehbarkeit der Bauchsäcke und erkannte, dass das Vortreten derselben durch das Einströmen von Blut, das Zurücktreten durch die Wirkung der hineintretenden Muskulatur bedingt wird. Über die Funktion der Säcke sprach er sich zuerst dahin aus, dass sie »nicht gut im Dienste der Respiration stehen könnten, da sie sich in Wirklichkeit nicht rhythmisch ein- und ausstreckten«; hielt es aber auch für denkbar, dass sie dem Thiere »zum Anheften an der Oberfläche der Steine« dienen könnten<sup>2</sup>.

Später wies er<sup>3</sup> die Deutung von WOOD-MASON und NASSONOW energisch zurück, und hielt die von NICOLET, dass man die Bläschen den Kiemen der Krebse vergleichen müsse, für viel einfacher.

Die ersten guten Beobachtungen über die Ventralsäcke am lebenden Thier legte J. T. OUDEMANS in seiner gediegenen Arbeit über *Machilis*<sup>4</sup> nieder. So beobachtete er, dass die Bauchsäcke bei dieser Gattung vor Allem nicht als Haftapparate dienten, da sie nicht hervortreten, wenn das Thier sich z. B. bemüht, eine glatte Oberfläche hinaufzukriechen. Hingegen fand er, dass die Säckchen hervortraten, wenn der Behälter, in dem sich die Thiere befanden, von den Sonnenstrahlen so erwärmt wurde, dass sich erstere »in einem

<sup>1</sup> N. B. NASSONOW, Welche Insektenorgane dürften homolog den Segmentalorganen der Würmer zu halten sein? (Biolog. Centralblatt. VI. [1886]). pag. 458—462.

<sup>2</sup> B. GRASSI, *L'Japyx e la Campod.* etc. (1886). pag. 53.

<sup>3</sup> B. GRASSI, *Anat. comp. dei Tisanuri* (1888). pag. 39.

<sup>4</sup> J. T. OUDEMANS, Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren etc. (1897). 1888. pag. 168—170.

warmen, dampfgesättigten Raum (von  $+ 30^{\circ}$  C.) befanden«; in kühler, feuchter Umgebung stülpten die Thiere nur zu 10% ihre Säckchen aus; so wirkte die kalte Nässe auf sie wenig ein und weitere Versuche ergaben denn auch das Resultat, dass die Bläschen nicht dazu dienten, »Wasser aufzunehmen«.

Eben so fand OUDEMANS, dass die Säcke nur austreten, wenn die Thiere sich in vollkommener Ruhe befinden und dass sie bei Benruhigung zurückgezogen werden, also »ohne Zweifel keine Organe der Selbstvertheidigung« sind. So hält er die Ventralsäcke denn für Organe, »die eine in Hinsicht auf die Tracheen untergeordnete Rolle beim Athmen spielen, in so fern als es verdünnte Stellen der Haut sind, deren geringe Dicke eben einen Gasaustausch des Blutes gestattet«.

Meine Beobachtungen an lebenden Thieren von *Machilis* können die Angaben von OUDEMANS durchaus nur bestätigen und wenig erweitern. So beobachtete ich vor Allem schon vor Jahren, dass an den warmfeuchten Septembertagen, an denen ich *Mach. polypoda* bei Gogolin unter Steinen sammelte, viele Exemplare die Säckchen unregelmäßig ausgestülpt hatten; dass dies willkürlich und oft unsymmetrisch geschieht, so dass oft an einem Segment nur ein Bläschen vortritt, hat auch OUDEMANS bemerkt. Sobald man die Thiere in die Hand nimmt, treten die Bläschen zurück. Die durch einen Nadelstich aus den Abdominalsäckchen vortretende Flüssigkeit ist, wie schon OUDEMANS angiebt, Blut; ich habe in ihr nicht nur zahlreiche große Blutzellen und Körnchen gefunden, die genau denen des Rückengefäßes entsprechen, sondern auch durch Eintrocknenlassen die gleichen Krystalle erhalten (Fig. 23 b), wie aus letzteren. Die durch Verdunstung eines wässrigen Auszuges der MALPIGHI'schen Gefäße erhaltenen harnsauren Salze (Fig. 23 c) haben eine viel starrere, kaum verästelte Form, welche an eine auch im Harn des Menschen vorkommende erinnert. — Eine Injektion in die Leibeshöhle des lebenden Thieres mit der von A. KOWALEVSKY<sup>1</sup> empfohlenen Mischung von gleichen Theilen karminsäures Ammon und Indigo-karmin färbte die Ventralsäckchen tief roth, aber diffus.

Wenn man die Thiere in ein trockenes Reagensrohr setzt, treten die Bläschen bei den Kletterversuchen eben so wenig vor als wenn man dasselbe innen benässt<sup>2</sup>; hingegen stülpen sie sich oft aus,

<sup>1</sup> Biolog. Centralblatt. IX. Nr. 2—4. 1889.

<sup>2</sup> Damit widerlegt sich die vor Kurzem von S. JOURDAIN (Compt. Rend.

sobald ihr feucht gehaltener Aufbewahrungsort von der Sonne getroffen wird. Übt man auf die von einem Wachsring zwischen zwei Objektgläsern eingeschlossenen Thiere einen mäßigen Druck durch Zusammenpressen des Ringes aus, so treten oft alle Säckchen bis zu  $\frac{1}{4}$  ihrer Länge hervor und sind dann in rhythmischen, sich ungefähr jede halbe Sekunde folgenden Kontraktionen begriffen, die man bequem unter dem Mikroskop beobachten kann. Bei den mir zur Verfügung stehenden, durch tagelangen Transport schon ermatteten Thieren konnte ich die Säckchen nie zum völligen Austritt bringen, wohl weil ein zu großer Theil der Blutflüssigkeit während des weiten Weges schon verdunstet war.

Die durch seitlichen Druck hervorgepressten Säckchen sind zuerst sehr blass und halbdurchsichtig klar, wie die freiwillig ausgestülpten, doch nehmen sie bei zunehmendem Druck bald eine mehr bernsteingelbe Färbung an, die sich bis ins Orangegelbe steigert; bei fortgesetztem Druck gelingt es endlich, aus ihnen einen Tropfen Flüssigkeit auszupressen, die dünnflüssiger ist als Blut. Die mikroskopische Untersuchung derselben ergab, dass es sich um reines blutzellenloses, aber körnchenhaltiges Serum handelte und die aus der Verdampfung erhaltenen Krystalle des Coagulums glichen denen des Körperblutes in der Struktur, waren jedoch viel zarter und stärker verästelt; wie jene bildeten sie eine, auf zwei auf einander senkrechte Achsen zurückführbare Strahlenrosette mit verzweigten Ästchen (Fig. 23 a).

Die zu solchen Versuchen benutzten Thiere starben regelmäßig nach kurzer Zeit; leider war ich nicht im Stande, zu erkennen, ob das Serum durch feine Kanälchen der Säckchenwand hindurchgepresst wurde. Wahrscheinlich hat WOOD-MASON nur eine ähnliche Beobachtung gemacht, denn an den Spuren der Bewegung frischer ungestörter Thiere über Glasplatten habe ich weder ein Sekret nachweisen können noch auch die solches etwa secernirenden Poren in der Cuticula überhaupt gefunden.

Die Funktion des drüsigen Epithels der Dorsalwand des Säckchens besteht vielleicht nur darin, durch Ausscheidung irgend einer

---

1888. Tome 108. pag. 64) ausgesprochene Ansicht, dass die Bauchsäcke vielleicht Wasser aufnehmen, «destiné à compenser les pertes que subissent ces animaux, qu'on voit courir sur des surfaces exposées aux rayons les plus ardens du soleil»; JOURDAIN beobachtete ebenfalls das plötzliche Austreten der Säckchen, wenn man das Thier in «ein Glas mit feuchten Wänden setzt»; die Miteinwirkung der Wärme berührte er nicht.

Flüssigkeit die Dorsalwand des Säckchens feucht zu erhalten; damit würde auch die Streifenstruktur des Zellplasma ihre Erklärung finden. An Schnitten durch das Säckchen habe ich außerhalb der Cuticula niemals irgend ein Sekret gefunden.

Ähnliche Verhältnisse wie bei *Machilis* findet man bei *Campodea* und *Scolopendrella*, nur sind die Beobachtungen hier schwieriger. Von den in schwachem Alkohol getödteten Thieren hatten die Campodeen meist regelmäßig die Ventralsäckchen vorgestülpt; von *Scolopendrella* hauptsächlich die vollkommen reifen, Eier tragenden Weibchen, die auch stets einen starken Blutsinus um die Geschlechtsöffnung zeigen.

So sind die Bauchsäcke der *Thysanuren* schon ihrem Bau und den Beobachtungen nach als Blutkiemen anzusprechen. Von den Tracheenkiemen unterscheiden sie sich durch das Fehlen der Tracheen in ihrem Inneren, von Gefäßkiemen durch das Fehlen der Gefäße: sie sind also nur einfache dünnwandige Hautduplikaturen, in welchen eine Cirkulation der Leibeshöhlenflüssigkeit stattfindet, welche durch Bewegungen der Rückziehmuskeln willkürlich geregelt werden kann. Hierbei findet der Gasaustausch besonders an den zarteren und zugleich wohl feuchteren Stellen der Cuticula statt, unter denen die eigenthümliche Matrix mit den Riesenkernen liegt, die sich bei *Machilis* zu einem echten drüsigen Epithel entwickelt.

Ähnliche Verhältnisse wie bei den *Thysanuren* scheinen auch bei den *Symphylen* und *Chilognathen* mit Coxalsäcken vorzukommen; bei letzteren scheinen die Säckchen meist in gewissem Grade ausgestülpt zu sein, wie die Durchsicht zahlreicher Alkohol-exemplare ergab, bei *Scolopendrella* sind sie häufiger zurückgezogen.

Über die Funktion des Ventraltubus der *Collembola* giebt es viele, einander größtentheils widersprechende Ansichten.

Schon DEGEER<sup>1</sup> stellte fest, dass derselbe beiden Geschlechtern gemeinsam, aber in den Gattungen verschieden entwickelt ist. Nach seinen sorgfältigen Beobachtungen nahm er an, derselbe sei bei den Wasserpoduren bestimmt, die Feuchtigkeit an sich zu ziehen (l. c. pag. 15); bei *Smynthurus* diene er wegen seiner Klebrigkeit zum Anhaften am Glase und hülfe wahrscheinlich auch beim Sprunge.

Ohne von diesen Angaben Kenntniss zu nehmen, sah P. LATREILLE den Ventraltubus als Kopulationsorgan an, was jedoch

---

<sup>1</sup> C. DEGEER, Abhandlungen zur Geschichte der Insekten. VII. 1783 pag. 12, 15, 19—20.

NICOLET<sup>1</sup> bald zurückwies, indem er selbständig beobachtete, dass die Ventralsäcke bei *Smynthurus* beständig mit einer schleimigen reichlichen Flüssigkeit befeuchtet sind, die von zahlreichen, regelmäßig vertheilten kleinen Drüsen geliefert werde. So glaubte er, dass die Säckchen vermittels ihres Klebesekrets zum Anheften des Thieres an einer glatten Fläche benutzt würden.

Einer ähnlichen Ansicht schlossen sich auch BOURLET, OLFERS, LUBBOCK<sup>2</sup> und TULLBERG an: nur schreiben dieselben dabei den Säckchen z. Th. noch eine saugende Wirkung zu.

REUTER hingegen erklärte, gesehen zu haben<sup>3</sup>, wie *Smynthurus* und *Isotoma* das Wasser, das sich auf ihren Haaren befindet, mit den Tarsalklauen abstreifen und alsdann mit Mund und Ventraltubus aufsaugen<sup>4</sup>; er spricht also eine ähnliche Ansicht, wie JOURDAIN für *Machilis*, auch für diese Collembolen aus.

SOMMER<sup>5</sup> endlich wirft die Frage auf, ob die Bedeutung der Tubusdrüsen nicht die gleiche sei wie die der Bürzeldrüse der Vögel.

Ohne hier auf eine nähere Besprechung der Nebenfunktionen der Ventralsäcke eingehen zu wollen, die den Gegenstand einer besonderen Arbeit bilden wird, will ich nur hervorheben, dass nach meinen Beobachtungen der Ventraltubus in der Ruhe wie in der Bewegung zwar nicht rhythmisch, aber doch unregelmäßig eingezogen und ausgestülpt wird. Das vollkommene Zurücktreten erfolgt ähnlich wie bei *Machilis* meist nur bei Beunruhigung des Thieres<sup>6</sup>. Ein einfaches Experiment lässt die respiratorische Funktion des Tubus deutlich selbst unter dem Mikroskop erkennen. Von der Beobachtung geleitet, dass die Collembolen diesen Bauchsack stets ausstreckten, sobald sie in ein feuchtwarmes Röhrchen gesetzt wurden, brachte ich einzelne besonders kräftige Stücke von *Tomocerus plumbeus* und *Isotoma palustris* zwischen zwei durch einen Wachsring verbundene Objektträger und überließ sie so einige Zeit der Einwirkung der trockenen Luft des Zimmers, bis die Thiere Zeichen von Mattigkeit gaben. Nun ließ ich langsam mäßig er-

<sup>1</sup> H. NICOLET, Recherches p. s. à l'hist. des Podurelles. 1841. pag. 42—44.

<sup>2</sup> Siehe darüber die Litteraturangaben bei T. TULLBERG, Sveriges Podurider (1872). pag. 18.

<sup>3</sup> O. M. REUTER, Études sur les Collemboles. I—III. 1880. pag. 15—17.

<sup>4</sup> Vielleicht lässt sich diese Beobachtung so erklären, dass die Thierchen nicht »Wasser«, sondern Tropfen des üligen Sekretes, welches von den zahlreichen Hautdrüsen geliefert wird, zusammenkratzten.

<sup>5</sup> A. SOMMER, Über *Macrotona* etc. (1885.) pag. 692.

<sup>6</sup> Es erfolgt z. B. auch, wenn man das Thier unter Wasser taucht.

wärmtes Wasser um den Ring fließen und durchstach letzteren fein, so dass die Wasserdämpfe in die Wachszelle eindringen mussten. Durch Schütteln wurden die Thiere veranlasst, sich an den Wachring zu setzen, um so bequem im Profil beobachtet werden zu können. Nach einiger Zeit gehen die Klappentheile des Tubus von einander und der glasklare Sack quillt hervor, wie dies Fig. 28 zeigt. In der ganzen Länge des Anhangs kann man jetzt die Schwingungen eines feinen Mittelstranges und die starke, fast wirbelnde Strömung der Blutkörperchen beobachten, die alle in einer Richtung, von hinten nach vorn, den Tubus durchziehen, um sich dann in die vorderen Ventrallakunen zu ergießen.

In einigen Fällen bildete das Thier aus den Tubusdrüsen erst einen Sekretropfen, der sich zwischen die zarte Wand der Säcke und den Wachring schob und den ich auch oft beobachtete, wenn das Thier am Glase, z. B. eines Reagensgläschens, in die Höhe kroch. Dies Sekret bildet verdunstet keine Krystalle, wie die bei *Machilis* erwähnte Flüssigkeit, sondern eine krümelige Masse.

Übrigens können, wie ich wiederholt beobachtete, die Collembolen auch ohne Hilfe des Ventraltubus am Glase in die Höhe klettern und sogar im Fallen sich am Glase festhalten, und eben so kommen sie nach dem Sprunge oft mit vollkommen eingezogenem Tubus auf die Füße, was hier desshalb kurz erwähnt wird, weil diese Beobachtungen dafür sprechen, dass die Hauptfunktion des Ventraltubus als die eines Respirationsorgans anzusehen ist.

Eine weitere Stütze für die Richtigkeit dieser Deutung der Ventralsäcke bietet der Vergleich mit den sonst physiologisch in Frage kommenden Organsystemen des Körpers.

So fehlen die MALPIGHI'schen Gefäße eben so wie die Ventralsäcke bei *Japyx solifugus*, während *Campodea* von ersteren zwar nur sechzehn knospenartige Andeutungen, von letzteren aber sieben ausgebildete Paare besitzt. So kommen bei *Machilis* und *Nicoletia* Ventralsäcke und MALPIGHI'sche Gefäße zugleich in hoch entwickelter Ausbildung vor und das Gleiche gilt für die Diplopoden mit nur wenigen, aber sehr langen Harngefäßen. Eben so hat *Scolopendrella* zwei sehr lange MALPIGHI'sche Gefäße und stark entwickelte Ventralsäckchen; den Collembolen scheinen Harngefäße durchaus zu fehlen, wie dieselben ja überhaupt durchaus sekundär rückgebildet sind.

Anders gestaltet sich eine Zusammenstellung des Tracheenapparates mit den Ventralsäckchen.



So hat *Scolopendrella* (Fig. 1) entwickelte Ventralsäckchen vom letzten Thorakal- bis zum vorletzten Abdominalsegment. Dagegen ist das Tracheensystem stark verkümmert, denn es kommen Stigmen nur mehr am Kopf vor und die von diesen ausgehenden dünnen und schwachwandigen Tracheen ohne Spiralstreifung reichen gerade bis an das Segment, an dem die Ventralsäckchen anfangen. Es wird vielleicht durch die Entwicklungsgeschichte aufgehellt werden, ob wir in den segmental angeordneten, eine hufeisenförmige Figur bildenden Chitinspangen zwischen den Hüften Rudimente eines früheren Tracheensystems erblicken dürfen.

Bei den Diplopoden mit Hüftsäckchen ist das Tracheensystem ebenfalls etwas rückgebildet und werden, besonders bei *Lysiopetalum*, ganze Lakunensysteme der Ventralseite von ihm nicht versorgt; die Menge der zart quergestreiften langen und dünnen Tracheenäste ist viel geringer als z. B. bei den verwandten Chordeumiden.

Bei *Lysiopetal. cognatum* Latz. liegt das lochförmige Stigma (Fig. 17 a) halb verdeckt von einer Hautfalte in einer runden, mit wabenartig verbundenen Leistchen bedeckten Stigmenplatte von 0,17 mm Durchmesser. Es führt in einen Luftgang von 0,1 mm Breite, der flach und an den Wänden mit schwachen Erhabenheiten besetzt ist und sich bald in zwei Äste theilt. Von diesen verläuft der kürzere quer, der längere nach oben und etwas nach hinten. In die kolbenförmigen Enden dieser Gänge münden zahlreiche, sehr feine Tracheen ein, die meist nur 0,003—0,005 mm dick sind und keinen Spiralfaden aufweisen. In den großen, 0,5 mm langen Luftgang münden auch einzelne Tracheen, welche durch einen unverhältnismäßig breiten Matrixsaum eine bandförmige Gestalt und bei 0,003 mm weitem Lumen bis 0,012 mm Breite erreichen. Ähnlich ist auch das Tracheensystem von *Siphonophora* gebildet, doch sind die Luftgänge noch kürzer und die Tracheen weniger zahlreich.

Frisch konnte von Diplopoden mit Hüftsäckchen nur *Polyzonium germanicum* Br. untersucht werden, eine in ganz Europa verbreitete Form, welche besonders an feuchten Waldstellen unter Moos gefunden wird. Ich traf sie mehrmals an Orten an, welche so von Nässe durchdrungen waren, dass die Thiere fast im Wasser lebten; an trockenen Orten habe ich sie nie beobachtet. Die runden dickwandigen Stigmen (Fig. 26 *stigm.*) haben 0,012 mm im Durchmesser und führen durch das einstichartige Trema in einen knotigen Hauptstamm, von dem feine wenig verästelte Tracheen ohne Spiralfaden in loser unregelmäßiger Anordnung über den Rücken verlaufen

und sich in der Ventralfläche fein aufreißern, um sich in die Beine und an den Nervenstrang zu verlieren. Die unregelmäßige Vertheilung der Tracheen erinnert an die charakteristische Abbildung, welche B. GRASSI vom Tracheensystem der *Nicoletia* gegeben hat. Die einzelnen Zweige sind 0,002—0,003 mm dick, ihre Wände wenig elastisch und ihr Lumen fein; die zarten Reiser bilden oft lange Schleifen.

Was die Thysanuren betrifft, so finden sich bei *Campodea* (Fig. 2), wie schon MEINERT hervorhob und besonders PALMÉN<sup>1</sup> bestätigte, nur drei Stigmenpaare, die von MEINERT und später von B. GRASSI den drei Thorakalsegmenten, von PALMÉN den letzten zwei Thorakal- und dem ersten Abdominalringe zugerechnet werden. In der That ist PALMÉN's Deutung die richtige, denn wie bei *Machilis* und *Nicoletia* erscheinen auch bei *Campodea* alle Stigmen in der weichen Pleuralhaut stark nach vorn gerückt, so dass sie von den Deckplatten des vorhergehenden Segmentes umgeben sind.

Die Tracheen haben keinen Spiralfaden, sind deshalb wie die von *Scolopendrella* wenig elastisch und bersten bei geringem Druck aus einander. Diese Verkümmerung lässt sie daher auch bei beiden Formen bald nach dem Einschluss in Glyceringelatine durch Entweichen der in ihnen enthaltenen Luft farblos werden. Die Verästelung der Tracheen ist gering, auch bilden sie keine Anastomosen mit einander. Die Hauptzüge sind aus Fig. 2 leicht erkenntlich. Wie dies oft bei verkümmernden Organen der Fall ist, entwickeln sich die Tracheen bei *Campodea* erst verhältnismäßig spät<sup>2</sup>.

Bei *Japyx solifugus* gab B. GRASSI<sup>3</sup> das Vorkommen von elf Stigmenpaaren an, das auch ich selbständig<sup>4</sup> behauptet hatte. Von diesen schrieb GRASSI vier Paar den drei Thorakal- und sieben Paar den ersten sieben Abdominalringen zu. Schon nach den zuerst von GRASSI gegebenen genaueren Darstellungen ließ sich diese ungewöhnliche Vertheilung vermuthungsweise auf eine sekundäre Verschiebung aller Stigmenpaare gegen den Thorax hin zurückführen.

<sup>1</sup> J. PALMÉN, Zur Morphologie des Tracheensystems. Leipzig 1877. pag. 121.

<sup>2</sup> B. GRASSI erwähnte ebenfalls (Anat. comp. etc. pag. 17), dass er bei der eben geborenen *Campodea* und dem Embryo von *Japyx* keine Spur des Tracheensystems finden konnte.

<sup>3</sup> B. GRASSI, Breve nota intorno allo sviluppo degli japyx. Catania, Giugno 1884. (Sep.) pag. 9.

<sup>4</sup> E. HAASE, Das Respirationssystem der Symphylen und Chilopoden (SCHNEIDER's Zool. Beitr. Bd. 2. 1884). pag. 87.

So entspräche das erste, sicher nach hinten verschobene, weil hinter dem ersten Beinpaar gelegene Stigma dem Prothorax, das zweite in Höhe des zweiten Beinpaares gelegene dem Mesothorax und das dritte unter dem Vorschilde des dritten Brustsegments liegende Stigma dem Metathorax, wie auch GRASSI annimmt. Das vierte Stigmenpaar gehört dann aber dem Metathorax an. Dafür spricht schon der Umstand, dass bei *Machilis* das Stigmenpaar am ersten Abdominalsegment zwar fehlt, dass sich aber sonst wie bei *Japyx* sieben Stigmenpaare finden, die deutlich zum 2.—8. Hinterleibsringe gehören.

Leider war es mir unmöglich, zu nochmaliger Kontrolle der Angaben GRASSI's frisches Material von *Japyx solifugus* von Neuem zu untersuchen: mit um so größerer Freude benutzte ich daher die Gelegenheit; mich an Laugenpräparaten des Stückes von *J. gigas* über die Vertheilung der Stigmata bei dieser Art genauer zu unterrichten (vgl. Fig. 3). Auch hier finden sich elf Paare: das erste sitzt am Hinterrande des Prothorax und gehört sicher zu diesem. Das zweite sitzt hinter dem Beinpaar seines Segmentes wie das erste; das dritte ist mehr gegen den Bauch gerückt und liegt dicht vor dem dritten Beinpaar, wie das 4.—11. vor dem Vorderrande des 1.—8. Hinterleibsringes liegen. So sind alle Stigmata gegen eine Linie zwischen Meso- und Metathorax verschoben. An Größe fallen unter den Stigmen das erste und letzte auf, welche auch die einzigen sind, die starke Tracheenstämme aussenden; die übrigen Luftlöcher sind wie bei der vorigen Art durch zarte Längsanastomosen verbunden.

So zeigen diese beiden Arten die, so viel bisher bekannt, höchste Zahl und zugleich einfachste Vertheilung der Stigmata unter den Insekten, indem sich deren elf Paar finden, die den drei Thorakal- und den ersten acht Abdominalsegmenten zuzuschreiben sind.

Bei *J. Isabellae* Gr. fehlen nach GRASSI zwei Paare der für *J. solifugus* angegebenen Stigmen, nämlich das zweite und vierte: die Tracheen bilden zwar wie bei den übrigen Arten der Gattung jederseits einen durchgehenden gemeinschaftlichen ventralen Längsstamm, jedoch zeigen sie offenbar schon Spuren von Rückbildung. Damit steht das Auftreten von Ventralsäckchen in Verbindung, welche nach GRASSI wenigstens am 2.—3. Abdominalsegment, nach meinen Präparaten vielleicht an mehreren, aber nur unvollkommen entwickelt sind. Bei *J. solifugus*, der wie *J. gigas* kräftige Luftröhren besitzt, fehlen die Bauchsäckchen scheinbar ganz, während bei *J. gigas* nur eine unbedeutende Anlage derselben am zweiten Abdominalsegment erscheint, die kaum in besondere Thätigkeit treten dürfte.

Bei *Nicoletia* kommen nach GRASSI zehn Stigmenpaare vor, die vom zweiten Brustringe bis zum achten Hinterleibsringe am Vorderrande ihrer Segmente gelegen sind. Nach der von GRASSI gegebenen Abbildung sind die Tracheen auf der Dorsalseite zu starken Längsanastomosen entwickelt, gehen aber schon, wie man an dem unregelmäßigen Verlauf<sup>1</sup> besonders in der hinteren Thoraxhälfte erkennt, in Rückbildung über, sind wenig verästelt, bilden keine Längsstämme und stehen nur durch zarte Querkommissuren in Verbindung, auch scheinen sie sehr zart zu sein. Bei *Nicoletia* finden sich nun wieder ausgebildete Ventralsäcke vom 2.—8. Hinterleibsringe.

Bei *Machilis* (Fig. 4) finden sich neun Stigmenpaare, die an den zwei letzten Brustringen und am 2.—8. Abdominalsegment sitzen; so ist der erste Hinterleibsring stigmenlos. Die Tracheen sind wenig elastisch und dürrig entwickelt und zerfallen jederseits in einen schwachen dorsalen und einen wenig verästelten ventralen Stamm, bilden aber keine Längsanastomosen. Bei dieser Gattung sind die Ventralsäckchen am höchsten ausgebildet, sowohl was Rückziehmuskulatur als was Epithelentwicklung betrifft. Zugleich treten sie auch am ersten Abdominalsegment auf, wo sie in dieser zu Blutkiemen umgewandelten Form bisher sonst bei keinem Thysanuren sicher nachgewiesen wurden.

Bei *Lepisma* und *Thermophila*, bei denen die Tracheen sehr ausgebildet, ziemlich elastisch und zu ventralen Längsstämmen verbunden sind, fehlen die Ventralsäckchen ganz. Bei *Lepisma pseudolepisma* Gr. kommen nach GRASSI am ersten und achten Abdominalsegment zwei »ihnen vergleichbare Organe« vor, deren Natur bisher jedoch noch nicht genügend festgestellt ist; bei der von mir in Triest gesammelten Art von *Lepisma* mit zahlreichen Abdominalgriffeln fehlt jede Spur der Ventralsäcke.

Bei den Collembolen sind mit Sicherheit von LUBBOCK und TOLLBERG Tracheen bisher nur bei *Smynturus* erkannt worden. Auch ich fand dieselben hier auf, kann jedoch die Ansicht der früheren Beobachter, dass sie am Kopfe liegen, nicht theilen; vielmehr sind sie entschieden dem Vorderrande des Prothorax zuzusprechen (Fig. 5). Die Tracheen sind fein spiralgestreift, sehr wenig verästelt und verlaufen als dünne Röhrchen besonders in je zwei schwachen Büscheln nach vorn in den Kopf und nach hinten in die Brust

<sup>1</sup> Vgl. dazu die Abbildung GRASSI's (Anat. comp. dei Tisanuri [1888]. Taf. II Fig. 23).

und die Beine; ihre Matrix ist schwarzblau pigmentirt wie die Subcuticularschicht der Körperdecke. Bei allen übrigen untersuchten Gattungen der Collembolen fehlt jede Spur von Tracheen (Fig. 6).

So drückt sich in der Korrelation der Entwicklung der Tracheen mit der der Ventralsäckchen im Allgemeinen das Princip aus, dass die Ausbildung der letzteren mit der Rückbildung der ersteren zunimmt. Dass dies Verhältnis nicht im Einzelnen stimmt, dass z. B. *Machilis* die am stärksten entwickelten Ventralsäcke neben verhältnismäßig wenig reducirten Tracheen besitzt, lässt sich wohl auf das größere oder geringere Bedürfnis des respiratorischen Stoffwechsels zurückführen. So sind die Ventralsäcke bei den beweglicheren Formen relativ höher entwickelt, wofür unter den Collembolen die besten Beispiele vorliegen. Denn die verhältnismäßig frei lebenden *Smynturen*, welche sehr gewandte Thiere und die besten Springer unter den Poduren sind, besitzen außer dem allerdings schon verkümmerten Tracheensystem noch einen gewaltig entwickelten Ventraltubus, während letzterer bei den übrigen ganz tracheenlosen Gattungen im Allgemeinen mit der Abnahme der Beweglichkeit und Sprunggewandtheit selbst eine Rückbildung eingeht.

Bei den Symphylen und Diplopoden können die Coxalsäckchen vielleicht noch dazu dienen, bei der Begattung ein enges Zusammenhalten der Thiere zu unterstützen, da sie einen Haftapparat bilden können, wie sich dies auch am Ventraltubus der Collembolen leicht beobachten lässt. Lässt man z. B. eine *Orchesella* am Glase in die Höhe kriechen, so beobachtet man, dass in vielen Fällen der ausgestreckte Tubus dabei zu Hilfe genommen wird, indem er, in der Mitte zurückgezogen, wie ein Saugbecher mit seinen Rändern die Oberfläche des Glases berührt, wobei zugleich eine helle Flüssigkeit von der Mitte ausgesondert wird.

Bei in Copula gefangenen Pärchen von *Polyzonium* beobachtete ich, dass die Thiere dabei eine ganz gestreckte Haltung einnehmen und die Hüften gegen einander pressen. Sonst reichen bei den Laufbewegungen dieser Diplopoden die Hüftsäckchen nie bis an die Bodenfläche, auch können die Thiere Glasflächen von 70° Neigung nicht mehr erklimmen, was eher noch *Craspedosomen* gelingt.

Ein ähnliches Vorkommen einer Doppelathmung durch weichhäutige sich mit Blut füllende Säcke neben der Tracheenathmung wurde auch bei Insektenlarven beobachtet.

So machte C. CHUN<sup>1</sup> darauf aufmerksam, dass bei den Larven von *Eristalis* besonders in reinem Wasser oft 20 Schläuche von ca. 1 Linie Länge aus dem After hervorträten, die einen respiratorischen Gasaustausch vermittelten, da sie längere Zeit nach dem Hervorstülpen im Wasser flottirten. Diese Säcke sind Einstülpungen des Mastdarmendes und von sechseckigen großkernigen Epithelzellen ausgekleidet; an ihre Spitze heften sich ein oder zwei sehr kontraktile Muskeln und außerdem führen sie noch Tracheen.

Ähnlich fand FRITZ MÜLLER<sup>2</sup> bei verschiedenen Larven von Trichopteren, so besonders von Hydropsychiden, anale ausstülpbare Blindschläuche ohne Luftröhren. Bei einer Larve von *Macronema* erschienen »die mit zartesten Luftröhren vollgepfropften Kiemen weiß, die vier blutgeschwellten Afterschläuche grün«. FR. MÜLLER beobachtete auch, dass die Afterschläuche sich hervorstreckten, sobald die Kiemen still standen oder durch Schmutz verklebt waren; eben so scheint es vor der Verpuppung zu sein, wo die Larve fast regungslos daliegt. — Nicht mehr reine Blutkiemen haben wir in den Fällen, in welchen, wie z. B. bei den Larven von *Itaura*, »einige dürftige Luftröhrenäste« auftreten.

Aus solchen Formen ergibt sich dann durch höhere Entwicklung der Luftröhren eine Art von Tracheenkiemen, wie FR. MÜLLER sie neben den analen Luftlöchern als jederseits drei fingerförmige Blindschläuche bei Larven von Psychodiden fand, die an Felswänden von Wasserfällen saßen. Diese Anhänge wurden im Wasser vorgestreckt und außer Wasser wieder eingezogen<sup>3</sup>.

Blutkiemen sekundärer und provisorischer Natur scheinen auch die eigenthümlichen, in den letzten Jahren genauer untersuchten Anhänge an dem ersten Abdominalsegment bestimmter mittlerer Entwicklungsstadien am Embryo der Insekten zu sein.

Zuerst erwähnte H. RATHKE<sup>4</sup> an der Maulwurfsgrille eigenthüm-

<sup>1</sup> C. CHUN, Über den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insekten (Frankfurt a. M. 1875). pag. 14—15.

<sup>2</sup> FRITZ MÜLLER, Larven von Mücken und Haarflüglern mit zweierlei abwechselnd thätigen Athemwerkzeugen (Entomol. Nachrichten. XIV. Sept. 1888. pag. 272—277).

<sup>3</sup> Scheinbar ähnliche Verhältnisse einer Doppelathmung sind von A. GERSTÄCKER auch bei *Pteronarcys* und *Diamphipnoa* beschrieben worden, bei denen die Tracheenkiemen aber nur als verkümmerte Reste der larvalen Anhänge aufzufassen sind und neben den entwickelten Tracheen kaum mehr funktionieren werden.

<sup>4</sup> H. RATHKE, Zur Entwicklungsgeschichte der Maulwurfsgrille (Arch. für Anat. und Physiol. 1844). pag. 30—32; dazu Taf. II Fig. 1—3.

liche gestielte Scheiben, »die an der konvexen Seite eine große Zahl von kleinen schwach gewölbten Vorragungen zeigen, deren jede in der Mitte einen Nabel hat« (— es sind wohl kernhaltige Zellen gemeint —). Im Inneren vermisste RATHKE die Tracheen vollkommen, dagegen fand er Räume, die Blut zu führen schienen. Er sah die Organe als rein embryonale an und schrieb ihnen eine wohl respiratorische Funktion zu, wofür »ihre oberflächliche Lage, ihr inniges, wahrscheinlich durch einen klebrigen Stoff vermitteltes Anschließen an die Eihaut und die sehr weiche Beschaffenheit ihrer Oberfläche« sprechen. Eben so bemerkte er scharfsinnig, dass diese Embryonen »viel Luft bedürften« und somit die große Eikammer, in der sie niedergelegt werden, ihre Erklärung fände, zumal sie, »in der Erde so aufbewahrt, verderben«.

Weiter erwähnte H. AYERS<sup>1</sup> in seiner Entwicklungsgeschichte einer Grillenart, *Oecanthus niveus*, dass »die Funktion der Athmung sich zuerst zur Zeit der Umrollung des Embryo bemerkbar mache« durch das Auftreten von zwei gestielten, breit ovalen Körpern am ersten Abdominalringe, die er geradezu als Kiemen (gills) bezeichnete. Ihr Zellbelag besteht aus großen kernhaltigen Zellen; ihr Inneres zeigt Höhlungen, die mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen und wahrscheinlich als Kanäle dienen, in denen die Blutflüssigkeit zirkuliert. — Ähnlich beobachtete W. PATTEN<sup>2</sup> an *Phyllodromia germanica*, dass sich das embryonale Beinpaar am ersten Abdominalringe in »pear-shaped structures« verwandle, die mit einem Stiel am Abdomen festsäßen, der am distalen Ende in einen feinen Gang auslief. Die Wand des Anhangs bestehe aus sehr hohen Ektodermzellen; Mesodermelemente nähmen an seiner Bildung nicht Theil. PATTEN verwarf die dem ähnlichen Anhang bei *Gryllotalpa* von RATHKE gegebene Deutung wegen der großen Dicke der »ectodermic walls«, glaubte vielmehr in ihm ein Sinnesorgan, vielleicht mit drüsiger Natur, sehen zu dürfen.

Die wichtigsten Beobachtungen über diese Embryonalanhänge am ersten Hinterleibssegment verdanken wir V. GRABER<sup>3</sup>. — Am Embryo des Maikäfers treten an Stadien von 12—14 Tagen an den

<sup>1</sup> H. AYERS, On the development of *Oecanthus niveus* etc. (Mem. of the Boston Soc. III. 1884). (Citirt nach V. GRABER.)

<sup>2</sup> W. PATTEN, The development of the Phryganids with a preliminary note on etc. *Blatta* (Quart. Journ. Mic. Soc. XXIV. 1884). pag. 596—597.

<sup>3</sup> V. GRABER, Über die Polypodie der Insektenembryonen (Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888). pag. 586—615. Mit 2 Taf.

meisten Abdominalsegmenten deutliche Spuren abdominaler Gliedmaßen auf, von denen nach wenigen Tagen nur noch das erste Paar erhalten bleibt, welches stärker wächst als die typischen Beine und länger, sowie besonders viel breiter als letztere wird. Diese Anhänge sind sehr weich, ungegliedert und durch einen kurzen hohlen Stiel am Körper befestigt. Fast alle Zellen ihres Belages, besonders aber die an der Außenseite, sind sehr hoch, auch ihre Kerne sind mehr als doppelt so groß als die des übrigen Ektoderms. Im Inneren fand GRABER zahlreiche mesodermatische Zellelemente, aber sonst weder Muskeln, noch Nerven, noch Tracheen und weist damit die Deutung dieser Anhänge, welche PATTEN ihnen gegeben, zurück, während er die RATHKE's für eher zulässig erklärt. Kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryo aus der Eischale verkümmern die Anhänge.

Bei *Hydrophilus* bleiben sie nach GRABER »im Gegensatz zu den eine mächtige Entfaltung erlangenden homologen Organen von *Melolontha* in ihrem rudimentären Zustande«, während sie bei *Gryllotalpa* zu flachen taschenartigen, mit einem hohlen Stiel am Körper hängenden Säcken werden und bis zum Ausschlüpfen des Embryo erhalten bleiben.

Vor Kurzem untersuchte CHOLODKOVSKY<sup>1</sup> dieselben Anhänge bei *Phyllodromia germanica* genauer und beobachtete, dass die Mesodermzellen später aus ihnen heraus in die Leibeshöhle auszuwandern schienen, während die Ektodermzellen der distalen Blase sich immer mehr streckten. Endlich liegen die Zellen so dicht an einander, »dass es gar keine Höhle im Inneren dieses Theiles der veränderten Extremität giebt«. So sind diese ausgebildeten Anhänge mit Ausnahme des hohlen Stielchens nach CHOLODKOVSKY ganz solid und können nicht als Kiemen gedeutet werden, sind vielleicht — mit PATTEN — »am ehesten etwaigen Sinnesorganen zu vergleichen«<sup>2</sup>. Dieser scheinbare Widerspruch zwischen den Deutungen GRABER's und CHOLODKOVSKY's wird vielleicht durch die verschiedene Lebensweise der besprochenen Arten gelöst, indem die kiemenähnlichen

<sup>1</sup> N. CHOLODKOVSKY, Studien zur Entw. der Insekten (Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XLVIII. 1889). pag. 93—94.

<sup>2</sup> Durch die Güte des Herrn Dr. CHOLODKOVSKY hatte ich Gelegenheit, ein seiner Fig. 10 entsprechendes Stadium von *Phyllodromia* zu vergleichen. Der Sack scheint mir noch etwas hohl zu sein und die gelbliche, stark lichtbrechende Färbung des Plasma der Epithelzellen erinnert sogleich an die Bauchsäckchen besonders von *Campodea* und eine, schon von H. RATHKE (s. oben) berührte drüsige (sekretorische) Funktion dieses Epithels.



Organe nur dann eine besondere Ausbildung zu erlangen scheinen, wenn der Embryo in feuchter und vielleicht zugleich erwärmter Luft, also unter denselben Bedingungen lebt, unter welchen die Ventrialsäcke der Thysanuren ausgestülpt werden.

Erst nach der Untersuchung eines größeren embryologischen Materials haben wir Aussicht, Sicherheit über die Bedeutung dieses blutkiemenähnlichen Anhangs am ersten Abdominalsegment zu gewinnen.

### III. Morphologie der Ventrialsäcke.

Die morphologische Bedeutung der Ventrialsäcke wurde zuerst von J. WOOD-MASON<sup>1</sup> berührt, welcher dieselben für »den Segmentalorganen homolog« erklärte, indem er sich besonders auf ihre regelmäßige Anordnung und das Vorkommen eines ähnlich liegenden Schlitzes an der Unterseite der Füße von *Peripatus* stützte, der in die Segmentalorgane führen sollte.

Eben so deutete NASSONOW<sup>2</sup>, wohl besonders wegen ihrer segmentalen Wiederholung, die Bauchsäckchen der *Campodea* als den Segmentalorganen der Würmer und damit den Speicheldrüsen- und Geschlechtsausführgängen homolog, was er auch durch eine zum Theil unrichtige schematische Darstellung zu illustriren suchte.

B. GRASSI<sup>3</sup> hielt zuerst die Coxalsäcke von *Scolopendrella* für den Schenkeldrüsen von *Peripatus*, die mittlerweile durch die trefflichen Arbeiten von MOSELEY und E. GAFFRON an der Außenseite der Nephridienöffnung nachgewiesen waren, homolog, bemerkte jedoch, dass sie der Lage nach eher den Nephridien selbst entsprechen. — Die gleiche morphologische Deutung vertrat auch ich in meinem Vortrage auf der Berliner Naturforscherversammlung, den ich später in Dresden ausarbeitete<sup>4</sup>, jedoch zog ich noch die Coxaldrüsen der Chilopoden und die Hüftsäcke von *Lysiopetalum* und *Chordeumiden* heran.

Zu einem ähnlichen Resultat kommt auch F. EISEN auf Grund seiner Untersuchungen über die Capitelliden. Ausgehend von den parapodialen Spinndrüsen der Anneliden, denen er eine nahe Beziehung zu den Borstendrüsen zuschreibt, führt EISEN als diesen

<sup>1</sup> J. WOOD-MASON, *Morphological Notes etc.* (1879) pag. 159.

<sup>2</sup> N. B. NASSONOW, l. c. (*Biol. Centralblatt*, 1886). pag. 459.

<sup>3</sup> B. GRASSI, *Morfolog. delle Scolopendrella* (1886). pag. 22.

<sup>4</sup> E. HAASE, *Die Vorfahren der Insekten* (Abhandl. nat. Gesellschaft »Isis«. Dresden 1886). pag. 88.

homologe Gebilde die Schenkeldrüsen von *Peripatus* und die Coxaldrüsen<sup>1</sup> und Ventralsäckchen der Myriopoden und Thysanuren auf, indem er scharfsinnig die »ausstülpbaren Säckchen . . . als in Rückbildung befindliche Hüft- oder Coxaldrüsen« ansieht.

Endlich spricht GRASSI<sup>2</sup> in seiner letzten zusammenfassenden Arbeit die Bauchsäcke als »rudimentäre oder etwas umgewandelte Kiemen an«, die den Tracheenkiemen in ähnlicher Lage bei den Insekten entsprächen, eine Art »carattere miriapodico« wären und »vielleicht auch« bei *Peripatus* vorkämen.

In der That ist es wahrscheinlich, dass die Ventralsäcke der Symphylen, Chilognathen und Thysanuren auf weit verbreitete drüsige Bildungen zurückzuführen sind. Um nur die Antennaten zu berühren, so liegen die verschiedenen Organe alle nahe der Beinwurzel an der Unterseite oder an entsprechenden Stellen der Bauchplatten, auch scheint ihr Bau auf ein Schema zurückführbar, auf eine Einstülpung der Chitinhaut, die über drüsigem Epithel liegt und entweder als Coxal- oder Cruraldrüse dem Beine fest eingefügt ist oder als Ventralsäckchen willkürlich durch Blutfüllung vorgestülpt und durch Muskeln zurückgezogen werden kann.

Die Ausgangspunkte der Entwicklungsreihe finden sich nach den Anneliden bei *Peripatus* und den Myriopoden. Bei *P. capensis* kommen die Cruraldrüsen in beiden Geschlechtern vor, während sie bei *P. Edwardsii*, ähnlich wie bei den Chordeumiden, auf einige Segmente des Männchens derart vertheilt sind, dass sie auf den letzten Prägenitalsegmenten meist zu je zwei an einem Beine liegen. Die Drüsenschläuche sind hier oft mit einem homogenen bräunlichen Sekret gefüllt. E. GAFFRON<sup>3</sup> erklärt diese Schenkel-

---

<sup>1</sup> Es sei hier kurz darauf hingewiesen, dass die meisten von EISIG erwähnten Drüsen der Myriopoden nicht als Homologa der Coxaldrüsen, sondern nur als einfache Hautdrüsen aufzufassen sind. Dahin gehören die nur bei Geophiliden beobachteten Ventraldrüsen, dahin auch die z. B. bei *Glomeris*, der die Wehrdrüsen fehlen, über die ganze Oberfläche des Hautpanzers zerstreuten Klebdrüsen. Was die Spinnndrüsen von *Scolopendrella* betrifft, so kann ich sie deshalb nicht für den Coxaldrüsen homolog erklären, weil ihr Ausführungsgang nicht in einem Beine, sondern in den Cercis liegt; weiter ist es mir sehr zweifelhaft, dass die Gespinste der Chordeumiden und Lysioptetaliden aus dem Sekret von »Hüftdrüsen« kommen sollen.

<sup>2</sup> B. GRASSI, *Anat. compar. dei Tisanuri* (1888). pag. 39 und 58.

<sup>3</sup> E. GAFFRON, *Beiträge zur Anatomie und Histologie von Peripatus*. II. (A. SCHNEIDER's zoolog. Beiträge. I. 3). pag. 158.

drüsen für »Ektodermeinstülpungen, welche sich mit dem zunehmenden Alter der Männchen an Zahl und Größe vermehren können«.

Unter den Chilopoden treffen wir Drüsen an der Basis der Beine nur bei Formen, welche kürzere Extremitäten besitzen und eine mehr unterirdische Lebensweise führen; so fehlen dieselben bei den hochbeinigen Vertretern der Gattungen *Scutigera* und *Cermatobius* durchaus. Bei *Henicops* und *Lithobius* kommen sie in Mehrzahl an den letzten vier (nur bei *Lith. megaloporus* aus Kalifornien an den letzten fünf) Hüftpaaren in beiden Geschlechtern vor und bilden meist eine Reihe, nur bei großen *Lithobien* sind sie zahlreich und unregelmäßig zusammengedrängt. Diese Hüftdrüsen bilden sich erst mit dem Eintritt der Geschlechtsreife aus und werden nach der nächsten Häutung allmählich frei; ihre Zahl ist meist am vorletzten Beinpaar am größten, am letzten und viertletzten am kleinsten. — Bei den Chilopod. epimorpha, den Scolopendriden und Geophiliden ziehen sich die Hüften in den Leib zurück und an Stelle der Coxaldrüsen treten zahlreich oder vereinzelt Drüsen in den hüftartig entwickelten Pleuren nur des letzten Beinpaares auf; diese Pleuraldrüsen sind somit den Hüftdrüsen nicht streng homolog.

Die Hüftdrüsen der Lithobiiden erzeugen ein an der Luft zu einem Gespinst erhärtendes Sekret, das nach der interessanten Beobachtung LATZEL's<sup>1</sup> bei *Lith. grossipes*, wenn man ihn ergreift, in Fäden austritt, die sich um die Analbeine wickeln, sonst aber wohl besonders zum Auskleiden der unterirdischen Wohnräume dient und in den einzelligen Drüsen bereitet wird, welche den weiten chitinosen Ausführgang dicht gedrängt umgeben. Das Sekret ist besonders an jüngeren Stücken von *Lith. forficatus*, die man lebend in 0,05%ige Überosmiumsäure thut, leicht nachzuweisen, da es sich schnell schwärzt (noch am lebenden Thier!) und dann gallertartig erscheinende Massen bildet, die das Drüsenlumen erfüllen und oft das Dreifache der Länge des Porus erreichen.

In den Ordnungen der Symphylen und Diplopoden kommen, mit Ausnahme von Chordeumiden (s. oben pag. 338), keine Hüftdrüsen vor, doch finden sich an ihrer Stelle vom dritten (*Scolopendrella*) oder vierten (*Lysipetalum*, *Polyzonium*, *Siphonophora*) Segment an die geschilderten ausstülpbaren Säckchen in beiden Geschlechtern. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass diese als Derivate von Drüsen aufzufassen sind, welche ihre secernirende Funktion mit

<sup>1</sup> R. LATZEL, Die österr.-ung. Myriopoden. I. Chilopoden. 1860. pag. 34.

der respiratorischen vertauschten, wie dies ähnlich von der Umwandlung von Hautdrüsen zu Tracheen angenommen wird. Auf die ursprünglich drüsige Natur der Hüftsäckchen deuten wohl noch die Riesenkerne in der Matrix derselben bei *Scolopendrella* und *Cam-podea*.

Die rein drüsige Natur homologer Gebilde tritt uns, vielleicht sekundär, unter den Thysanuren bei *Japyx* entgegen, wo bei *J. gigas* und *J. solifugus* kompakte Drüsenzellhaufen auftreten, deren Sekret sich in feine Hohlhaare ergießt. Dass ähnliche Organe, wie die von *Japyx*, auch die Vorläufer der respiratorischen Säckchen sein konnten, ergibt sich schon daraus, dass letztere bei *J. gigas* an derselben Stelle, wenn auch in unvollkommener Form, am zweiten Abdominalsegment auftreten.

Die ursprünglich drüsige Natur der Bauchsäcke von *Machilis* scheint, wie durch die eigenartige Matrixlage, so auch durch die langen gereihten Haare an der Dorsalseite der eingestülpten Säckchen bezeichnet zu sein, die mit verkümmerten einzelligen Hautdrüsen in Verbindung stehen.

Wie die Coxaldrüsen der Lithobiiden kommen auch die Ventralsäckchen der Thysanuren manchmal in mehreren Paaren an einem Segment vor; so besitzt *Machilis* vom 2.—5. Hinterleibsringe deren zwei Paar und ähnlich sind auch die Drüsenmassen am ersten Abdominalsegment von *Japyx gigas* in mehrere Lappen getheilt.

Wie zuerst J. WOOD-MASON hervorhob<sup>1</sup>, ist die Entstehung des Ventraltubus der Collembola auf die Verschmelzung eines Abdominalsackpaares, wie sie bei Thysanuren auftreten, zurückzuführen, und in Übereinstimmung damit ist auch bei den weniger rückgebildeten Formen die Bilateralität der Endsäckchen noch deutlicher ausgeprägt.

Ob hingegen die eigenthümlichen provisorischen Respirations-säcke am ersten Abdominalsegment der besprochenen Insektenembryonen den Ventralsäcken der Thysanuren strikte homolog sind, erscheint etwas zweifelhaft, da beide eher als sekundäre unabhängig entstandene Anpassungserscheinungen an unausgebildete resp. rückgebildete innere Respirationsthätigkeit angesehen werden dürften und die Entwicklung des Athmungsorgans für die Entscheidung morphologischer Fragen bei Arthropoden von geringerem Werthe ist. Doch ist es wahrscheinlich eine latente Vererbung, welche diese einander

<sup>1</sup> J. WOOD-MASON, *Morph. Notes* (1879). pag. 160.

so durchaus analogen Bildungen an denselben Orten wieder entstehen ließ.

## B. Die Ventralgriffel.

Als Griffel (Styli) bezeichne ich die ungegliederten, starren fußstummelartigen Anhänge an der Hüfte oder dem Hinterrande der Bauchplatten gewisser Myriopoden, Thysanuren und Insekten, die von B. GRASSI »Pseudozampe« genannt werden.

An die Behandlung der Griffel schließt sich die der Endanhänge, Raife (Cerci) des Afterstückes an, welche meist gegliedert sind und in der Nähe des Afters entspringen<sup>1</sup>.

Zur Vervollständigung werden auch die äußeren Genitalanhänge (Gonapophysen) und (in der morphologischen Betrachtung) die Scheinfüße (Pedes spurii) und andere sekundäre, besonders lokomotorische Anhänge des Hinterleibes besprochen werden.

### I. Vorkommen und Bau der Ventralgriffel.

#### 1) Symphyla (Fig. 1, 7—9).

A. MENGE<sup>2</sup> beschrieb die Ventralgriffel von Scolopendrella als »ein Paar zapfenförmiger, auf der Oberfläche behaarter Anhänge neben der Einlenkung der Füße«.

Weiter behauptete WOOD-MASON<sup>3</sup>, dass dieselben Anhänge der Beine vollkommen unbeweglich zu sein schienen, nahm dies aber in einer späteren Arbeit anscheinend wieder zurück<sup>4</sup>, in der er sie »movably articulated« nannte und ihnen eine besondere Sternalplatte zuschrieb. An jungen Thieren mit sieben Beinpaaren erwähnte derselbe, — was den späteren Beobachtern wieder entgangen ist, — dass am Hinterrande des kurzen letzten Segmentes ein Paar konischer Fortsätze zwischen den borstentragenden Vorsprüngen und den Endraifen sitze, die er — irrthümlich — für »die Knospen des künftigen achten<sup>5</sup> Beinpaares« hielt.

<sup>1</sup> Die Entomologie (vgl. H. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie. I. 1832. pag. 120) unterschied bisher mit Unrecht diese beiden Anhänge meist nach der fehlenden (Styli) oder ausgebildeten (Cerci) Gliederung, ohne auf die wichtigsten Unterschiede in der Lage derselben einzugehen.

<sup>2</sup> A. MENGE, Die Myriopoden etc. (1857). pag. 15.

<sup>3</sup> J. WOOD-MASON, Entomol. Notes etc. (Trans. Ent. Soc. 1879.) pag. 156.

<sup>4</sup> J. WOOD-MASON, Notes on the structure etc. of Scolopendrella (Ann. Mag. Nat. Hist. 5. ser. XII. 1883). pag. 55.

<sup>5</sup> Ebenda. pag. 62. Statt »eighth« muss es heißen »neunten Beinpaares«.

R. LATZEL<sup>1</sup> bezeichnete diese Ventralgriffel als »ungegliederte, herabhängende und paarweise angeordnete Anhänge, Parapodien, innerhalb und neben den Beinen«, »die zwischen den beiden vordersten Fußpaaren nicht zu bemerken sind«<sup>2</sup>. Die Ausbildung dieser Anhänge variire nach den Arten, so seien sie bei *Sc. nothacantha* äußerst kurz; bei *Sc. immaculata* trügen sie am Ende zwei ungleich lange Borsten.

B. GRASSI<sup>3</sup> erwähnt nur »besondere Nervenendigungen am Ende« der Griffel; seine übrigen Angaben beziehen sich auf die morphologische Bedeutung dieser Anhänge.

Nach meinen Untersuchungen an *Scol. immaculata* Newp. treten die Ventralgriffel zuerst und unvermittelt am dritten Körpersegment auf und erlangen dort eine Größe bis zu 0,07 mm. Sie sitzen (Fig. 7 *cr.*) innerhalb der Coxalsäckchen dem Grundstück der Hüfte auf und müssen desshalb bei *Scolopendrella* als Coxalgriffel bezeichnet werden.

An der Basis beweglich eingelenkt, sind sie an ihrem länglichen Stammtheile wie die härteren Chitinplatten kurz behaart und am hinteren<sup>4</sup> Ende in eine lange spitze Borste von 0,013 mm Länge ausgezogen (Fig. 9), der am vorderen Ende ein subapicales Sinneshaar gegenübersteht. In die Griffel tritt, wie schon GRASSI erkannte, ein feiner Nervenstrang bis zur Spitze hinein.

Die Länge der Griffel nimmt nach dem Körperende langsam zu, so beträgt sie mit der Spitze am sechsten Rumpfsegment 0,07, am achten schon 0,085 mm, auch werden die Griffel allmählich etwas dicker und am Hinterrande gewölbt; zugleich tritt die vordere Sinnesborste mehr zurück. Die größte Länge, 0,09 mm, erreichen die Griffel am zwölften Rumpfsegment.

An die Griffel setzen sich nur wenige kurze Beugemuskeln an, durch deren scharfe Kontraktion eine schwache Vorwärtsbewegung erfolgt; in das Innere treten keine Muskeln.

Am dreizehnten Rumpfsegment, das kein eigenes Ganglion mehr besitzt und so verkümmert ist, dass es von LATZEL nicht mehr als Körperring angesehen wurde, sind die Basaltheile der Beine bei

<sup>1</sup> R. LATZEL, Die Myriopoden etc. 2. Hälfte. Wien 1884. pag. 2.

<sup>2</sup> R. LATZEL, Ebenda. pag. 17.

<sup>3</sup> B. GRASSI, Morfolog. delle Scolopendrella (I progen. etc. Mem. Real. Accad. Sc. Torino. XXVII. 1886). pag. 9.

<sup>4</sup> Diese Bezeichnungen der Lage entsprechen immer der am horizontal vorwärts kriechenden Thiere.

allen drei Arten sehr reducirt und als solche nur durch ihre Kontouren und einzelne schwache Muskeln bezeichnet. Der distale Theil ragt in der Länge von 0,05 mm jederseits der hier ungewöhnlich breit und schildartig entwickelten Bauchplatte hervor und trägt am abgerundeten Ende eine flache, von starren Borsten umstellte Grube. In dieser sitzt über einem Porus eingelenkt ein am Grunde zwiebförmig verdicktes Sinneshaar (Fig. 8 *sens.*) von 0,12 mm Länge, an das gangliöse Zellen herantreten, die mit einem starken, vom (zwölften) Ganglienknoten des zwölften Rumpfsegmentes abgehenden Nerven verbunden sind. Die sensorische Natur dieser Einrichtung ist zuerst von J. MUHR<sup>1</sup>, ihre Homologie mit einem Beinrudiment von B. GRASSI<sup>2</sup> angedeutet worden. An jüngeren Thieren lässt sich auch an diesem Segment, wie dies schon WOOD-MASON gesehen hatte, ein Coxalanhang nachweisen. An Stücken von 2 mm Körperlänge, besonders einer Triestiner, durch Zartheit der Cuticula ausgezeichneten Form von *Sc. immaculata*, die erst zehn vollentwickelte Beinpaare besitzen, setzt sich das Endstück des Beinrudiments mit dem Tastapparat von dem letzten Bauchschild durch einen Einschnitt noch deutlich ab und trägt innerhalb des letzteren einen abgerundet dreieckigen Anhang von 0,035 mm Breite, der am Hinterende innen in eine schlanke Spitze ausgezogen ist (Fig. 8 *st.*). An reifen Thieren wird dieser Anhang reducirt und sein Fortsatz durch die Bauchplatte des dreizehnten Segmentes, die durch die intercalare Sprossung nach hinten geschoben wird, ganz bedeckt, so dass er durch Präparation freigelegt werden muss, um erkannt zu werden.

Bei *Scol. nivea* Scop. sind die ebenfalls am dritten Körperringe zuerst auftretenden Coxalgriffel mehr abgerundet als bei voriger Art und 0,03 mm lang. Am zehnten Ringe des untersuchten, nicht ganz reifen Stückes waren sie 0,04 mm lang und liefen in zwei Dornen aus.

Hinter dem dreizehnten Rumpfsegment tritt noch ein besonderes segmentartiges Afterstück auf, das die echten Rumpfmetamere hinten abschließt. Dasselbe entspricht anscheinend zusammen mit dem dreizehnten Segment und der davor gelegenen Knospungszone dem Körpertheile, welchen B. HATSCHKE in der Entwicklung der Anneliden als »Endstück«<sup>3</sup> bezeichnet hat.

<sup>1</sup> J. MUHR in »Zoologischer Anzeiger«. Nr. 75. pag. 59. 1881.

<sup>2</sup> B. GRASSI, *Morfol. delle Scolopendrelle etc.* (1886). pag. 10.

<sup>3</sup> B. HATSCHKE, *Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden* (Arbeiten des zoologischen Instituts zu Wien. I. 1878), vgl. pag. 10, 77 und 112.

Am Afterstück sitzen weit über dem After jederseits der Steißdrüse<sup>1</sup> zwei plumpe unbewegliche Spinngriffel, die trotz ihrer bedeutenden Größe und obwohl sie als Ausführungsgänge der gewaltigen Spinndrüsen dienen, doch nur als Integumentalbildungen aufzufassen sind, welche den Endraifen (Cerci) der Thysanuren entsprechen. Ihr Bau ist dem der Coxalgriffel sehr ähnlich; so haben auch sie eine längere gelenkige Borste am Innenrande, außerhalb deren ein schmaler Einschnitt zum Ausführung der Drüse führt.

## 2) Thysanura.

### 1) *Campodea* (Fig. 2, 11—14).

Abgesehen von einer bloßen Erwähnung durch P. GERVAIS<sup>2</sup> und NICOLET<sup>3</sup> wurden die Ventralgriffel an der weit verbreiteten *C. staphylinus* Westw. (= *fragilis* Mnt.) zuerst von FR. MEINERT<sup>4</sup> beschrieben. Nach demselben kommt am ersten Hinterleibsringe ein von den Pleuren ausgehender taschenförmiger Anhang vor, der an seinem Vorderrande mit einigen Borstenreihen besetzt ist; an den sechs folgenden Segmenten hingegen stehe am Hinterrande der Bauchschilde jederseits ein konischer oder pfriemförmiger, beweglich eingelenkter Fortsatz.

B. GRASSI<sup>5</sup> gab für den ersten Abdominalring das Vorkommen von zwei großen seitlichen »Papillen« an, die bei den Männchen durch eine »Haarzone« getrennt seien, welche den Weibchen fehle. In der Tafelerklärung<sup>6</sup> zu den betreffenden Abbildungen auf Taf. IV Fig. 6 und 16 bemerkte er dazu, dass die »Pseudozampe« die Form großer gegliederter Papillen hätten und in den zwei Geschlechtern nicht verschieden seien.

<sup>1</sup> Die bisher unerwähnte Steißdrüse besteht aus einer schalenförmig geschlossenen Masse cylindrischer Epithelzellen, die von einer starken, soliden Chitineinstülpung bekleidet wird und — irrthümlich — von A. MENGE für den Oviduct, von späteren Autoren für den After angesehen wurde. Sie kommt von unseren Arten nur bei *Sc. immaculata* vor und findet sich schon bei ganz jungen Thieren.

<sup>2</sup> P. GERVAIS, Hist. nat. Ins. Aptères (Suites à BUFFON). T. III. 1844. pag. 455.

<sup>3</sup> H. NICOLET, Essai s. une classif. etc. des Thysanoures (1847). pag. 354.

<sup>4</sup> FR. MEINERT, Campodeae etc. (1864—1865). pag. 425.

<sup>5</sup> B. GRASSI, L'Japyx e la Campodea etc. (1886). pag. 56.

<sup>6</sup> B. GRASSI, ibid. pag. 75.



NASSONOW erwähnte ebenfalls, wie MEINERT, dass sich »die Extremitäten am ersten Segment in Form und Größe von den übrigen unterschieden«<sup>1</sup> und gab auf der Darstellung der Unterseite des ganzen Thieres diese Verschiedenheit im Bau der Anhänge auch sehr charakteristisch wieder. Weiter führte er an, dass die Bewegung (wohl der hinteren Ventralzapfen?) »nur vertikal durch zwei Muskeln« geschehe<sup>2</sup>, während B. GRASSI<sup>3</sup> nur einen Muskel beobachtete.

J. T. OUDEMANS<sup>4</sup> stellte gleichfalls fest, dass die Anhänge am ersten Abdominalsegment »eine andere Gestalt« als die folgenden hätten und behauptete, dass sie »ohne Artikulation« festsäßen.

Nach meinen Untersuchungen findet sich am ersten Abdominalsegment<sup>5</sup> in einer Linie mit den Hüften der Thorakalbeine (vgl. Fig. 2 und 11) ein Paar besonderer Anhänge, die denen der folgenden Ringe nicht entsprechen. Sie liegen deutlich außerhalb der Bauchplatte, die hier ziemlich stark gewölbt und besonders am Hinterrande mit feinen Borsten besetzt ist, sind nach hinten und außen gerichtet und schmiegen sich etwas an den Leib an (Fig. 14 *ped.rud.*). Auf der Ventralfläche zerfallen sie durch eine hinter der Bauchplattenmitte liegende Querfalte, unter der eine zartere Gelenkhaut zu erkennen ist, in zwei Glieder (Fig. 13). Das basale erinnert an das Hüftglied der Thorakalbeine und nimmt über die Hälfte des Anhangs ein. Am Außenrande konvex, bildet es an der Innenseite mit dem distalen Gliede einen stumpfen Winkel; nach vorn ist es in eine allmählich sich verflachende Ecke ausgezogen, nach hinten unbedeutend verjüngt: am Außenrande springt es scharf vor und ist von schwachen Vorwölbungen der Pleuralhaut begrenzt, die, wie auf den entsprechenden Thorakaltheilen, einseitig gefiederte Borsten tragen. Das freie distale Glied (vgl. Fig. 13) ist von breit ovalem oder abgerundet viereckigem Umriss, am Rande oft gezähnt, und nimmt meist nach dem Ende zu an Dicke ab, so dass der Hinterrand am frischen Thiere glasig durchscheint. Während auf der ventralen

<sup>1</sup> Dasselbe zeigt schon die auch in die Lehrbücher von C. GEGENBAUR und C. CLAUS übergegangene halbschematische Abbildung von *Campodea* bei J. PALMÉN (Zur Morphologie des Tracheensystems. 1877. Taf. II Fig. 24).

<sup>2</sup> N. B. NASSONOW, Zur Morphologie etc. (1887). pag. 36.

<sup>3</sup> B. GRASSI, Anat. comp. dei Tisanuri etc. 1888. pag. 12.

<sup>4</sup> J. T. OUDEMANS, Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren etc. 1888. pag. 160.

<sup>5</sup> Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin 1869. pag. 24.

Fläche nur vereinzelte, sehr dünne Borsten von gewöhnlicher Form aufsitzen, stehen an der dorsalen (hinteren), dem Körper zugeordneten Fläche 20—30 eigenthümliche Haaranhänge, von denen die der zwei äußersten Reihen von bedeutend längeren und dickeren Borsten gebildet werden, die in kammförmiger Anordnung 0,01 mm vom Hinterrande eingesenkt sind und sich, nach unten umgebogen, noch 0,007 mm über letzteren fortsetzen. Diese Borsten sitzen einem runden Balge mit erhabenen Ringwänden auf und in diesen tritt eine Drüsenzelle hinein.

Im Inneren des basalen Anhangstheiles lassen sich sechs bis acht schiefe, deutlich quergestreifte Muskeln nachweisen, die von der Ventralplatte desselben Segmentes abgehen, gleich denen der Thorakalbeinhüften in verschiedener Richtung verlaufen (vgl. Fig. 11) und sich zum Theil noch an die Flächen des distalen Gliedes ansetzen (Fig. 13 *m.*). Die Gewebsschichten unter der ersten Bauchplatte zeichnen sich durch ihren großen Reichthum an Bildungszellen und durch das eigenartige Aussehen ihrer Parenchymmassen (vgl. Fig. 12) aus. Sie nehmen auch in viel höherem Grade als die der übrigen Segmente die Farbstoffe der Tinktionsflüssigkeiten auf, so dass das erste Abdominalsegment an Schnittserien daran erkannt werden kann. Es scheint hieraus hervorzugehen, dass sich die Ventralseite dieses Segmentes auf einem besonderen Entwicklungsstadium befindet, das ich für ein unterdrücktes, dauernd unfertiges halten möchte. So lassen sich denn auch die Anhänge dieses Segmentes als rudimentäre, in der Entwicklung zurückgebliebene Beine erklären.

Dafür sprechen besonders ihre Größenverhältnisse bei Thieren verschiedenen Alters. An ganz jungen Stücken von 1,8 mm Länge tritt das Endglied des Anhanges durch auffallend reiche Kernfärbung (mit Hämatoxylin) vor allen anderen Anhängen hervor; es erscheint bedeutend schlanker als bei älteren Stücken und misst bei 0,065 mm Länge nur 0,012 mm Breite; das Verhältniss zur Körperlänge ist also für dies Glied ungefähr  $= 1 : 27,7$ . — An einem jungen Männchen von 3 mm Länge (vgl. Fig. 12) stellt sich dies Verhältniss wie  $0,08 : 3$  mm, d. h.  $= 1 : 37,5$ . — An einem Männchen von 5,3 mm Länge war dasselbe Glied 0,095 mm lang und 0,035 mm breit; an einem Weibchen von fast 6 mm Länge war es 0,11 mm lang und 0,04 mm breit; die Länge des Gliedes verhält sich hier zu der des Körpers ungefähr wie  $1 : 55$ . — Bei dem zur Abbildung (Fig. 2) benutzten grossen Männchen von 6 mm Länge ist das Glied 0,12 mm lang und 0,045 mm breit, was ein Verhältniss von  $1 : 50$  giebt. —

Dasselbe fand sich an dem größten, überhaupt untersuchten Stücke, einem Weibchen von 7 mm Länge, an dem das Anhangsglied 0,14 mm lang und 0,05 mm breit war.

Wenn nun auch das Verhältnis der Längenzahlen in gewissen Grenzen variiert, zeigt es doch immerhin deutlich, dass mit dem zunehmenden Körperwachstum des Thieres die Anhänge des ersten Abdominalsegmentes an Größe zurücktreten.

Am zweiten Abdominalsegment liegt außerhalb der Linie, in welche die eben besprochenen rudimentären Beine fallen, ein zapfenförmiger ungegliederter Anhang, der zu den Abdominalgriffeln gehört, auf einer kugeligen Duplikatur. Derselbe läuft am Vorderende in eine eigenthümliche Sinnesborste aus, welche den für *Campodea* charakteristischen, einseitig gefiederten Haaren gleicht. Unter der Spitze der Griffel sitzt ein gerader Dorn und darunter wieder ein einseitig meist einfach gegabeltes Haar. Die Abdominalgriffel sind meist (in der Ruhe) schief nach hinten gerichtet, während das große, nach vorn verlaufende Gabelhaar ihnen fast senkrecht aufsitzt (vgl. Fig. 14 *st.*). Von den Ventralsäcken sind die Griffel durch einen schmalen Spalt getrennt.

Auf den folgenden Ringen wird der lappenförmige Basalvorsprung, dem die Abdominalgriffel aufsitzen, mehr und mehr reducirt, während die Länge der letzteren zunimmt; so beträgt dieselbe am zweiten Abdominalringe mit der Spitze 0,09 mm, am dritten schon 0,12 und wächst bis zu 0,15 mm am siebenten Segment, an dem das letzte Paar sitzt. Im Inneren der Griffel liegen außer der starken Hypodermis viele lose Zellen, die vielleicht Blutzellen sind, auch spannen sich zarte bindegewebige Maschen durch den Hohlraum aus; in die Spitze tritt ein Nerv, während sich an die (vordere) Ventralseite der beweglich eingelenkten Basis ein einfacher, am Ansatz in zwei Bündel zerfallender Muskel ansetzt, der nahe dem Vorderende der Bauchplatte desselben Segmentes entspringt.

Die Längsmuskulatur der Bauchplatten zerfällt in drei Stränge und liegt innerhalb der Ventralsäckchen, wie sie auf den Thorakalplatten innerhalb der Hüftwurzeln liegt (vgl. Fig. 11 *m. long. ventr.*).

An jungen Thieren treten die Ventralgriffel noch sehr zurück.

---

Während an den drei letzten (8.—10.) Abdominalringen keine griffelartigen Anhänge vorkommen, sitzen hinter dem zehnten Segment auf dem fast unterdrückten Afterstück, das aber noch ent-

wickelte Analklappen trägt, über dem After in der weichen Verbindungshaut nach oben verschoben, die langen, aus höchstens vierzehn Gliedern bestehenden Endraife (Cerci, Schwanzfäden) auf. Dieselben werden ähnlich wie die Abdominalgriffel durch zwei Muskeln, einen äußeren geraden und einen inneren schiefen, bewegt, die nur an die Kante des Basalgliedes herantreten; so sind die Glieder dieser langen Anhänge starr und ohne durchgehende Muskelzüge, was auch ihre auffallende Brüchigkeit erklärt. Wie die Antennen sind auch die Endraife mit einzelnen gefiederten Tastborsten besetzt, die wie auf den Fühlern nach dem Körper zu gerichtet sind. Am Endgliede findet man ähnlich wie am Fühlerende ein besonderes Sinnesorgan, das aus einer seitlich von zwei Ecken eingeschlossenen, Sinneszäpfchen tragenden terminalen Grube besteht.

Was das Vorkommen besonderer äußerer Genitalanhänge, Gonapophysen, betrifft, so ist nach B. GRASSI<sup>1</sup> die Geschlechtsöffnung von Campodea bei den Weibchen von drei Papillen umgeben, deren unpaare die hintere ist, während bei den Männchen nur eine unpaare Papille vorkommt, die sich stärker als die des Weibchens entwickelt, und, da an ihrer Spitze die unpaare Genitalöffnung ausmündet, von GRASSI später mit Recht als »Penis« bezeichnet wird.

Nach meinen Untersuchungen sind die äußeren Genitalorgane in beiden Geschlechtern nach einem Typus gebaut. Beiderlei Geschlechtsausführgänge münden ziemlich frei direkt hinter dem Hinterrande des achten Abdominalsegmentes aus; der des Männchens sitzt einer kräftigen und harten Papille auf, die spitz ausgezogen ist und den Penis darstellt. Unter und vor dem Genitalporus liegen in beiden Geschlechtern zwei blasenartige Erweiterungen der weichen Verbindungshaut, welche von GRASSI als »Papillen des Weibchens« beschrieben wurden. Dieselben sind aber, wie gezeigt wurde (vgl. Fig. 16), wie die übrigen Abdominalsäckchen gebaut. Somit fehlen Gonapophysen bei Campodea noch durchaus.

## 2) *Japyx* (Fig. 3, 18, 19).

Während der Entdecker der Gattung, HALIDAY<sup>2</sup>, das Vorkommen

<sup>1</sup> B. GRASSI, L'*Japyx* e la Campod. (1886). pag. 54.

<sup>2</sup> J. HALIDAY, *Japyx*, a new genus of insects etc. (Trans. Linn. Soc. Vol. XXIV. 1864). pag. 444.

von Abdominalanhängen ausdrücklich leugnet, erwähnt Fr. MEINERT<sup>1</sup> zuerst die Abdominalgriffel als »bewegliche Anhänge an der Unterseite der sieben ersten Abdominalringe, die zu sehr kurzen konischen Borsten reducirt sind, von denen jede ein feines Haar an der Seite trägt«.

Bei Beschreibung seines *J. gigas* giebt Fr. BRAUER<sup>2</sup> das von B. GRASSI mehrmals für seine Ansichten angeführte Merkmal an, dass der 1.—7. Ring mit einem »dreigliedrigen« Anhange versehen sei.

B. GRASSI<sup>3</sup> selbst führt aus, dass die »Pseudozampe« von *Japyx* »beweglich, jedoch nicht Borsten vergleichbar sind, wie MEINERT glaubte«, »ma risultano invece di vere prominences dell' ipoderma rivestito di cuticula«. An ihre Basis hefteten sich mehrere Muskeln an; am Ende liefen sie in zwei Spitzen aus, was vielleicht auf ihre ursprüngliche Zweispaltigkeit hindeute. — Weiter erwähnt GRASSI noch pag. 15 kleine Leisten (Creste), die der Insertion der Abdominalgriffel entsprächen.

Nach meinen Untersuchungen an *J. gigas*, *J. solifugus* und *J. Isabellae* sitzen die Griffel bei allen drei Arten an den ersten sieben Abdominalringen, sind stets ungegliedert und nehmen nach hinten unbedeutend an Größe zu. Sie sind von spitz kegelförmiger Gestalt und im Inneren mit Matrixzellen ausgekleidet und mit Bindegewebmassen, zwischen welche die Leibeshöhlenflüssigkeit tritt, wie bei den verwandten Formen, gefüllt. Nahe ihrer Basis sitzt ein eingelenktes, meist peitschenartig nach der Spitze geschwungenes Sinneshaar (Fig. 18 *sens.*); ihre Wand ist sehr dick und bei *J. gigas* von einzelnen Porenkanälen durchbrochen. So entsprechen sie in ihrem Äußeren durchaus den echten Gelenkspornen (*Calcaria*), wie sie bei Insekten so häufig sind und auch bei Myriopoden auftreten. In die Griffel tritt ein feiner, schon von GRASSI, l. c. pag. 18, vermutheter Nerv hinein. Quer vor die Sporne legt sich am Hinterrande der Bauchplatte ein Chitinsehnenstück, das nach vorn in einen starken inneren Chitinstab verläuft, der sich vor der Mitte der Bauchplatte inserirt und unmittelbar derselben anschmiegt (Fig. 18 *chit.*). Am äußeren Ende verläuft die Quersehne in einen unbedeutenden Ast. An die Ventralseite der Basis der Abdominalgriffel setzt sich ein Muskel (Fig. 18 *musc.*) an, der von der Bauchplatte entspringt.

<sup>1</sup> FR. MEINERT, *Campodeae etc.* (1864—1865). pag. 418.

<sup>2</sup> FR. BRAUER, *J. gigas* (n. sp.). (Verh. zool. bot. Ges. Wien 1869). pag. 556.

<sup>3</sup> B. GRASSI, *L'Japyx e la Campodea* (1886). pag. 28.

Bei *J. gigas* umgreift die Quersehne ringartig die Griffelbasis; der den Griffel bewegende Muskel ist ziemlich kurz. Der Griffelnerv ist 0,004 mm dick. Am ersten Abdominalsegment ist der Abdominalgriffel nur 0,18, am zweiten ist er 0,2, am siebenten schon 0,26 mm lang. Die Farbe ist an der Spitze etwas grauweiß, dann folgen undeutliche Binden, ein breites rostbraunes Mittelstück und eine klare durchsichtige Basis: diese verschiedene Färbung war es wohl, welche FR. BRAUER verleitet, eine Mehrgliedrigkeit des Anhanges anzunehmen. An der Spitze sind einzelne Griffel manchmal tief eingeschnitten, doch kommt dies ganz unregelmäßig vor.

Bei *J. solifugus* sind die Griffel am ersten Ringe 0,06 mm lang, am siebenten sind sie schon 0,095 mm lang und 0,025 mm breit. Nach der verjüngten Spitze zu sind sie glasig, sonst ist die basale Hälfte ähnlich wie bei voriger Art weißlich, die distale gelblich. Am Ende findet sich meist ein undeutlicher Spalt, an der Basis ein Peitschenhaar. Von den zwei Längschitinsehnern geht die innere bis zur Hälfte der Bauchplatte, während die äußere kürzere und schwächere geschlängelt am Außenrande derselben hinzieht. — Ähnlich entwickelt sind die Ventralgriffel bei *J. Isabellae*.

Hinter dem zehnten Abdominalsegment treten an dem noch mehr als bei *Campodea* verkümmerten Afterstück zwei gewaltige Endanhänge auf, welche die bekannte Zange (Forceps) bilden und durchaus den vielgliedrigen Schwanzfäden (Cerci) der *Campodea* entsprechen. An der Basis gerade abgestutzt, gelenken sie dorsal und ventral in einer pfannenartigen Vertiefung nahe dem Außenrande mit den Platten des zehnten Segmentes. Es tritt eine mächtige bilaterale Muskulatur an ihre Basis heran, von der besonders ein innerer Längsstrang und ein äußerer schiefer Muskel, der die Zange öffnet, entwickelt sind; der innere schiefe Zangenschließer ist schwächer entwickelt. An der Spitze der Zangenarme ist die dicke Cuticula von Porenkanälen durchbrochen, deren Ausführgänge in flachen Gruben liegen. In die Zange verlaufen starke Nervenstämmen, deren Endigung nicht verfolgt werden konnte, und zahlreiche Tracheen hinein, auch wird sie von Blutströmen durchzogen.

Im Inneren der Genitaltasche (Atrium genitale) sitzen bei den Weibchen nach B. GRASSI<sup>1</sup> seitlich zwei Papillen auf, zwischen

<sup>1</sup> B. GRASSI, *L'Japyx e la Campodea* (1886). pag. 25—27.

denen eine unpaare große und mehr einwärts zwei kleinere liegen. Das Männchen hat nach Demselben ein glockenartiges vorstülphbares Atrium, an dessen Innenwänden zwei tasterförmige Anhänge sitzen, die bei dem Ausstülpen der Glocke nach außen vortreten. — Später zog GRASSI<sup>1</sup> die Angabe über die unpaare Genitalpapille des Weibchens zurück, indem er letztere der Mündung der Begattungstasche zurechnete.

Nach meinen Untersuchungen an *J. solifugus* sitzen im Atrium des Männchens zwei Papillen von 0,1 mm Länge, die seitlich mit längeren feinen Haaren, oben mit dickeren gelben Borsten bedeckt und etwas nach hinten gerichtet sind. Vor ihnen liegt, den Vorderrand des Atrium begrenzend, eine niedrige zitzenförmige Vorwölbung, die ebenfalls lang beborstet ist und dem Penis von *Campodea* entspricht. Jederseits von ihr liegt ein stark muskulöser, lang ovaler Ductus ejaculatorius, deren feines Lumen in der Mitte der Vorwölbung nach außen führt. Die Papillen entsprechen echten Hautduplikaturen und gehören, wie die Genitalöffnung, wohl dem Vorderrande des neunten Segmentes an. Der Austritt des Penis kann nur durch Blutfüllung erfolgen; besondere Rückziehmuskeln sind nicht ausgebildet. — Leider konnte ich kein Weibchen untersuchen.

---

An jungen Embryonen fehlten nach einer glücklichen Beobachtung B. GRASSI's<sup>2</sup> die Abdominalgriffel noch, während die Zange schon in Gestalt zweier Vorragungen angelegt war.

### 3) *Nicoletia*.

Nachdem GERVAIS und NICOLET wie bei *Campodea* das Vorkommen deutlicher »fausses pattes branchiales« am Abdomen erwähnt, giebt B. GRASSI<sup>3</sup> an, dass Abdominalgriffel vom zweiten bis inclusive neunten Abdominalringe vorkommen und der zehnte Ring [oder vielmehr das Afterstück!] drei sehr lange Anhänge trägt. An der Basis dieser Anhänge enden Abdominalmuskelnbündel, und der Passus: »mancano muscoli loro propri« ist wohl so zu verstehen, dass keine Muskeln in die Anhänge hineintreten.

---

<sup>1</sup> B. GRASSI, *Anatom. compar. etc.* (1888). pag. 31.

<sup>2</sup> B. GRASSI, *Breve nota int. allo sviluppo degli Japyx*. Sep. (Catania 1884). pag. 9.

<sup>3</sup> B. GRASSI, *Cenni anat. sul gen. Nicoletia etc.* (1887). pag. 6.

4) *Machilis* (Fig. 4 und 24).

Noch länger als die Abdominalsäcke sind bei dieser Gattung die Ventralgriffel bekannt, denn sie werden schon von P. LATREILLE<sup>1</sup> erwähnt; auch die griffelähnlichen Anhänge an den Mittel- und Hinterhüften und ihre Ähnlichkeit mit den Anhängen des Abdomens wurden von ihm schon beobachtet.

Abgesehen von einzelnen Erwähnungen verschiedener Autoren, bezüglich deren ich auf die genauen Litteraturangaben bei J. T. OUDEMANS<sup>2</sup> hinweise, wurden die Ventralanhänge auch von B. GRASSI<sup>3</sup> besprochen, der für die Hüftsporne, deren Unbeweglichkeit schon WOOD-MASON behauptet hatte, einen besonderen Nervenfaden angab.

J. T. OUDEMANS bestätigt ebenfalls die Behauptung WOOD-MASON's bezüglich der Hüftsporne und giebt genaue Maße der Länge der einzelnen Griffel und Beobachtungen über ihre Funktionen am lebenden Thier, die unten Berücksichtigung finden werden. Die Beweglichkeit der Abdominalgriffel schreibt er der Anwesenheit eines Streckmuskels zu, der den Coxalanhängen fehle und, am Vorderrand des Bauchschildes entspringend, der Basis jedes Anhanges angeheftet sei.

Nach meinen Untersuchungen sitzen bei *M. maritima* Leach und *polypoda* Linn., wie die Autoren bereits angaben, griffelartige Anhänge an den zwei letzten Hüftpaaren und am Hinterrande der Bauchplatten des 2.—9. Abdominalringes. Von diesen sind die an den Beinen sitzenden unbeweglich, die am Abdomen sitzenden willkürlich durch Muskeln beweglich. An den Mittelhüften sitzen die griffelähnlichen Anhänge mehr in der Mitte als an den Hinterhüften. Sie sind 0,62 mm lang und über 0,11 mm dick und unterscheiden sich von den Griffeln des Abdomens nur durch ihre mehr zapfenartige Einsenkung in die Coxa und das Fehlen der bei den letzteren ausgebildeten Muskeln und der terminalen langen Stachelhaare, auch sind sie an der Basis stärker eingeschnürt. Sonst gleichen sich alle

<sup>1</sup> P. LATREILLE, De l'organis. extérieure et comp. des Ins. d. l'Ordre d. Thysanoures (Nouv. Ann. du Mus. d'Hist. nat. 1832). pag. 175.

<sup>2</sup> J. T. OUDEMANS, Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren etc. 1888. pag. 156.

<sup>3</sup> B. GRASSI, Contrib. allo stud. dell' anat. del gen. *Machilis* etc. 1886. pag. 20.



diese Anhänge in ihrer Form, ihrer Bekleidung mit Schuppen und Borsten und ihrem Bau; auch ihr Hohlraum enthält außer der stark entwickelten Matrix stets eine durchgehende Bindegewebsmasse, die sich durch Ausläufer an die Innenwände anheftet, Blutkörper und einen feinen Nervenfaden.

Die Abdominalgriffel sitzen über dem Hinterrande der paarigen, durch einen medianen Spalt getrennten Ventralplatten (vgl. pag. 349 und Fig. 24) außerhalb der Bauchsäcke auf und gelenken mit der Duplikatur dieser Platten derart, dass sie von einem Ringwall umfasst werden, der innen noch in einen kurzen Lappen ausgezogen ist, und nach vorn und hinten beweglich sind. An der Ventralseite setzen sich knapp an die Basis der Griffel starke, aus acht bis zehn Bündeln bestehende, fast gerade vom Vorderrande der betreffenden Bauchplatten verlaufende Muskeln an. An den ersten Segmenten scheinen dieselben ausschließlich flach an der Ventralplatte hinzuziehen und sich an die Ventralseite des Zapfens als Beuger anzusetzen (Fig. 28 *m.flex.*); an den späteren Segmenten treten jedoch einzelne, die auch außerhalb der geraden Züge entspringen und weniger oberflächlich verlaufen, an die Hinterseite der Zapfen (Fig. 28 *m.ext.*), bis an den letzten Ringen diese Streckmuskulatur sich am stärksten entwickelt und die der Beuger überwiegt. An der allmählich verjüngten Spitze der Abdominalgriffel sitzen lange glasklare und starre Stachelborsten, von denen die längste die Verlängerung der Achse und die vorderen eine Art Fahne bilden. Die Länge der Abdominalgriffel nimmt von vorn nach hinten allmählich bedeutend zu, was schon H. BURMEISTER<sup>1</sup> erkannte; so beträgt sie am zweiten Abdominalsegment 0,6, am vierten 0,62, am achten schon 0,75 und am neunten gar 1,3 mm. Der zehnte Abdominalring ist ventral noch mehr verkümmert als dorsal und trägt keine Anhänge.

Das Afterstück ist in so hohem Grade entwickelt, dass es von JOURDAIN als elftes Segment angesehen wurde und zeigt denselben Bau wie bei niedrig stehenden Insektenformen, denn es trägt über der von drei Klappen umgebenen Afteröffnung eine schwanzförmig verlängerte Afterdecke und seitlich davon zwei gewaltig entwickelte Endraife. Sowohl die schwanzförmige Afterdecke wie die Cerci zerfallen in eine gewaltige Menge starrer Ringel und sind mit Schuppen

<sup>1</sup> H. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie. II. 1838. pag. 454.

und in gewissem Abstände mit Sinnesborsten besetzt. Sie sind gleichmäßig mit weiter Öffnung, wie die Griffel, der weichen Verbindungshaut eingelenkt. Nach OUDEMANS<sup>1</sup> tragen die ausnahmsweise unverletzten Cerci an der Spitze einen kurzen Stachel, den er am Mittelschwanz nie bemerkte. Ein unverletzter Mittelschwanz eines 10 mm langen Thieres war nach Demselben 12,5 mm lang, die Cerci je 5,5 mm.

Bei allen drei Schwanzanhängen treten die Muskeln wie bei den Abdominalgriffeln nur an die Basis heran und keiner in das Innere hinein; die Ungelenkigkeit der zahlreichen Ringel erklärt die große Zerbrechlichkeit der Analanhänge.

---

Wie bei *Nicoletia* treten auch hier stark entwickelte äußere Gonapophysen auf. Sie bestehen bei den Weibchen aus vier, die Legescheide bildenden Ventralanhängen des achten und neunten Abdominalringes und umgeben die am Ende des achten oder eher, wie es die Regel scheint, am Anfang des neunten Segmentes ausmündende Geschlechtsöffnung. Die Gonapophysen des achten Segmentes entspringen an den längsgetheilten Bauchplatten jederseits des Innenrandes und ihr Basaltheil entsteht, undeutlich von dem geringelten Haupttheil abgesetzt, in der weichen Verbindungshaut an der Dorsal-seite der Bauchplatten. Innerhalb dieses Basaltheiles setzt sich eine starke kurze Muskulatur an, welche die Legescheidenhälften von einander entfernen hilft; denn wie J. T. OUDEMANS wieder betonte, bewegt sich die ganze linke Hälfte gegen die rechte und umgekehrt, da die über einander liegenden Scheidentheile in fester Führung verbunden, also nur in der Längsrichtung gegen einander verschiebbar sind.

Am neunten Abdominalsegment divergiren die zu einer unteren Legescheidendecke ausgebildeten Bauchplattenhälften an der Basis noch stärker als am achten Segment, und so entspringen die Stücke, welche die dorsalen Legescheidentheile bilden, direkt zwischen ihnen aus der weichen Verbindungshaut. In jeden Legescheidentheil tritt ein sich an die Spitze ansetzender, an der Basis oft in mehrere Bündel zerfallender durchgehender sehniger Längsmuskel ein, den OUDEMANS zuerst beobachtet hat und der zum Niederbeugen der elastischen Legeröhre dient. Entgegengesetzt den oft verstümmelten Schwanzfäden sind die Legescheidenenden stets intakt.

---

<sup>1</sup> J. T. OUDEMANS, Beiträge etc. (1888). pag. 155.

Das Männchen zeigt eine schon von MEINERT<sup>1</sup> richtig angegebene und von OUDEMANS<sup>2</sup> bestätigte Modifikation der Gonapophysen, indem vom neunten Segment nur zwei vordere schlanke Deckklappen entspringen und zugleich die Geschlechtsöffnung an die Spitze eines zweigliedrigen Kolbens gertückt ist, dessen Entstehung wir wohl auf besonders hohe Ausbildung einer ähnlichen Papille zurückzuführen haben, wie sie den Penis bei Campodea bildet. Wie die Peniströhre können auch die Deckklappen nach unten gebogen werden, und zwar gehen bei letzteren die dies bewirkenden Muskeln schief an die Basis, während sie bei dem Penis das basale Glied durchlaufen und sich an die Wurzel des distalen ansetzen. Somit ist die Angabe GRASSI's<sup>3</sup>, dass »der Penis von vier kleinen Anhängen, die evident den vier Ovipositoren des Weibchens homolog seien, umgeben ist«, nicht zutreffend.

#### 5) *Lepismina*.

In dieser Gattung scheint die Zahl der Abdominalgriffel nach den Arten stark zu variieren. So erwähnt GRASSI<sup>4</sup> Species mit zwei bis drei Zapfenpaaren an den drei bis zwei vorletzten ([7.]8.—9.) Abdominalringen und solche mit »zahlreichen« Paaren; eine mit *L. poly-podia* Gr. wohl identische Form fand ich auch in Triest im Garten der zoologischen Station. Bei derselben kommen Bauchzapfen schon an den vorderen Abdominalsegmenten vor; sie sind gelblich, an der Basis schwach eingeschnürt und am Ende allmählich verjüngt und endigen in eine längere Borste; nach dem Körperende nehmen sie an Länge allmählich zu; so messen die des siebenten Segmentes 0,16, die des achten schon 0,2, die des neunten gar 0,4 mm.

Das Afterstück trägt bei *Lepismina* wie bei *Lepisma* und *Ter-mophila* drei gegliederte lange Anhänge, die denen von *Machilis* und *Nicoletia* durchaus entsprechen.

Jederseits der männlichen Geschlechtsöffnung am neunten Abdominalsegment<sup>5</sup> liegt ein plumper kolbiger Anhang von 0,3 mm Länge,

<sup>1</sup> FR. MEINERT, Om kjönsorganerne og kjönstofferne Udveckling hos *Mach. poly-p.* (Naturh. Tidskr. III R. Bd. VII. 1871). pag. 175—186.

<sup>2</sup> J. T. OUDEMANS, Beiträge etc. (1888). pag. 209.

<sup>3</sup> B. GRASSI, Contrib. allo stud. etc. del gen. *Machilis* (1886). pag. 18.

<sup>4</sup> B. GRASSI, Altre ricerche sui Tisanuri (1887). pag. 7 und 8.

<sup>5</sup> B. GRASSI hat die Gonapophysen nicht genauer besprochen.

an dessen abgerundeter Spitze einzelne kegelförmige Hohlhaare von 0,03 mm Länge sitzen, in welche dickwandige einzellige Drüsen einmünden. Bei den Weibchen finden sich vier Gonapophysen, welche zusammen die einfache Legescheide bilden. Am neunten Segment entspringen die zwei dorsalen Rinnen, die, wie bei *Machilis*, an der Basis von einem starken Chitinrahmen eingefasst sind und eine Länge von 0,65 mm bei einer Breite von 0,16 mm erreichen. Sie sind zungenförmig und tragen vor der Spitze am Innenrande eine 0,08 mm lange Raspelfläche, die mit starken nach hinten gerichteten Zähnen besetzt ist. Vom achten Segment aus entstehen zwei ventral gelegene, einfach behaarte Deckklappen, die den oberen Apophysen an Länge gleichen, aber noch breiter sind.

#### 6) *Lepisma*.

Bei *Lep. sacharinum* kommen nur an den zwei vorletzten Hinterleibsringen Abdominalgriffel vor, und zwar sind dieselben am achten Segment 0,6, am neunten aber 0,8 mm lang. Von diesen Griffeln nahm J. LUBBOCK bekanntlich an, dass sie sich auf »stiff yellow setae« zurückführen ließen, wie sie an den vorhergehenden Ringen in Gruppen vorkommen, was jedoch J. T. OUDEMANS<sup>1</sup> mit dem Hinweis zurückwies, dass, »abgerechnet die Verschiedenheit der beiden Gebilde«, diese Haare 1) »außer an den Seiten der Bauchschilde auch noch in deren Mitte vorkommen und 2) dass sie auf den Segmenten mit den Anhängen eben so sich finden«.

An Gonapophysen wies GRASSI<sup>2</sup> bei den Weibchen ähnlich wie bei *Machilis* vier Ovipositoren nach, »von denen es ihm unmöglich sei zu entscheiden, ob sie dem achten oder neunten Segment angehörten«. Am achten Hinterleibsringe komme außer der gespaltenen Bauchplatte noch ein kleineres unpaares dreieckiges Stück wie bei *Nicoletia* vor; eben so sei der neunte Bauchschild geteilt und erinnere so gleichfalls an *Machilis*. Vom Männchen erwähnt GRASSI nur, dass ihm die beiden Genitalanhänge, die bei *Nicoletia* vorkommen, fehlen.

Jede der vier Gonapophysen des Weibchens entsteht, wie ich an einer großen Art aus Triest feststellen konnte, aus einer weiten Halbröhre, die auf eine Hautduplikatur zurückzuführen ist und sich

<sup>1</sup> J. T. OUDEMANS, Beiträge etc. (1888). pag. 158.

<sup>2</sup> B. GRASSI, Altre ricerche sui Tisanuri (1887). pag. 15—16.

erst später zusammenschließt; die Legescheidentheile entspringen am achten resp. neunten Segment wie bei *Machilis*.

### 7) *Termophila*.

Bei *T. furnorum* Rovelli kommen nach J. T. OUDEMANS demnächst erscheinender Arbeit<sup>1</sup> vom 7.—9. Hinterleibssegment bewegliche Abdominalgriffel vor, von denen die hinteren stets länger als die vorderen sind. Bei Männchen fehlt meist das Anhangspaar am siebenten, selten auch das am achten Abdominalsegment; bei Weibchen fehlt höchstens das am siebenten. Es gelang OUDEMANS nachzuweisen<sup>2</sup>, dass die vorderen Paare nach verschiedenen Häutungen allmählich zum Vorschein kommen, das hinterste also das älteste ist.

### 3) *Collembola* (hierzu Fig. 5 und 6).

Vom vor- oder drittletzten Abdominalsegment aus entsteht bei den meisten Gattungen ein unpaarer Vorsprung in Gestalt einer viereckigen Platte, die als Basalstück (Manubrium) der Sprunggabel bezeichnet wird und in welche starke Muskelzüge hineintreten. Daran setzen sich zwei kräftige Anhänge, die »Arme«, Rami, an, die am Ende noch kürzere Zapfen, die »Endstücke«, Mucrones, tragen. Alle diese Stücke zusammen bilden die Sprunggabel (Furcula).

Bei den Formen mit höher entwickeltem Sprungapparat wird die Gabel vom lebenden Thier in der Ruhe nach vorn umgeschlagen und in dieser Lage außer durch die Kontraktion der Beugemuskeln noch oft durch den Widerstand des meist am dritten Segment liegenden leierförmigen, außen gezackten Häkchens (Hamulus) gehalten, das zwischen den Armen vor das Manubrium tritt.

Nach J. LUBBOCK sind die Muskeln der Sprunggabel in verschiedener Weise entwickelt. So kommen nach ihm bei *Smynturus* hauptsächlich starke Beugemuskeln vor, während bei dem weniger gut springenden *Tomocerus* sich besonders ein »Hauptstrecker« (12)<sup>3</sup>, der an das vordere Ende des dritten Abdominalsegmentes geht, mehrere kleine Strecker (4, 5 und 10) und nur ein kräftiger Beuger (8) findet.

<sup>1</sup> In der Nederl. Tijdschrift for Entomologie. 1889.

<sup>2</sup> Zoolog. Anzeiger Nr. 311. 1889. pag. 353—356.

<sup>3</sup> Dieser Strang ist als Beuger anzusehen, weil er sich an die Ventralseite des Manubrium ansetzt. — Die Zahlen beziehen sich auf Taf. LIX und LX bei LUBBOCK (Monograph etc.), Ray. Soc. 1873.

In der That sind die Muskeln der Sprunggabel aber auch bei den langgestreckten Formen ähnlich wie bei *Smynthurus* entwickelt. So finde ich bei *Tomocerus* und anderen Gattungen, dass die Beugemuskeln im Allgemeinen eben so stark ausgebildet sind, als die allerdings stets zahlreicheren Strecker, was besonders durch die Kraft, mit der die Gabel vom lebenden Thier nach vorn gezogen werden muss, und die Elasticität der letzteren beim Aufschlagen während des Sprunges seine Erklärung findet. Bei keiner der untersuchten Formen treten Muskeln in die Arme hinein; so sind auch die Gabelspitzen (*Mucrones*) unbeweglich. Die Arme werden jederseits durch eine starke, das Manubrium durchziehende Muskelmasse bewegt, die aus 4—6 Strängen zusammengesetzt ist und sich an die Dorsal-seite anheftet. Das zungenförmige Plattenstück vor dem Manubrium ist besonders mit queren, sich jederseits der Mittellinie ansetzenden Muskeln ausgestattet, wie wir sie bei *Machilis* an den letzten paarigen Bauchplatten auftreten sahen. — Die ungegliederten Analhäkchen, die besonders bei gewissen Lipuriden vorkommen, sollen im vorletzten Abschnitt besprochen werden.

Gonapophysen fehlen den Collembolen durchaus.

Um auf die pterygoten Insekten überzugehen, so kommen bei diesen lappenartige Hüftanhänge, welche denen von *Machilis* zu entsprechen scheinen, so viel mir bekannt, in ausgebildeterer Form besonders bei südamerikanischen Vertretern der Schabenfamilie der Blaberiden vor, wo sie, wie bei der *Thysanurengattung*, nur an den zwei letzten Beinpaaren sitzen. Von blattförmiger Gestalt, sind sie mit der Hüfte kaum gelenkig verbunden, auch treten keine Muskeln an sie heran<sup>1</sup>.

Am Abdomen finden sich unzweifelhafte griffelartige Anhänge nur am vorletzten (9.) Hinterleibsringe und dies ausschließlich bei Orthopteren. In der Terminologie als »*Styli*« bezeichnet, kommen sie in dieser Ordnung am Hinterrande der neunten Bauchplatte als stets ungegliederte, aber beweglich eingelenkte und oft mit Muskeln versehene Griffel nach L. FISCHER<sup>2</sup> bei Blattiden, Mantiden und vielen Locustiden vor, während sie bei Phasmiden, Grylliden und Acridiern fehlen, doch finden sie sich an geschlechtsreifen Thieren nur

<sup>1</sup> Rudimente dieser Coxallappen finden sich noch bei vielen Schabengattungen, so z. B. auch bei *Phyllodromia*.

<sup>2</sup> L. H. FISCHER, Orthopt. Europ. 1853. pag. 19—21.

bei Männchen. Sie sind an der Oberfläche mit Borsten besetzt und werden, wenigstens an jungen Thieren von *Phyllodromia germanica*, von einem deutlichen Nervenstrang durchzogen; bei *Blabera* treten durchgehende quergestreifte Muskeln bis zu ihrer Spitze in sie hinein.

Hinter dem letzten (bei den Orthopteren mit ursprünglicher Segmentzahl wie bei den Thysanuren 10.) Segment des Abdomens liegt das Aferstück, das auch bei vielen, besonders niederen Insekten Endanhänge (Raife, Cerci) trägt, die meist über, seltener neben oder unter dem After sitzen und zu denen oft noch ein unpaares dorsales Aferschild hinzutritt. Die Raife sind bei den Orthopteren meist deutlich gelenkig gegliedert und tragen zu besonderen Sinnesfunktionen umgewandelte Borsten von manchmal eigenartigem Bau (z. B. *Corydia*). Sie werden von einem starken Nervenstrange durchlaufen und oft auch von Blutströmen durchzogen. Obwohl sie sehr beweglich eingelenkt zu sein pflegen, treten doch Muskeln meist nur an sie heran; einen durchgehenden Muskelstrang fand ich nur selten, so z. B. bei der riesigen südamerikanischen *Blabera trapezoidea* Burm. Die Endanhänge sind den Cercis der Thysanuren durchaus ähnlich und wie letztere oft vielringelig, so bei Blattiden und Mantiden; bei Phasmiden, Locustiden und Acridiern sind sie wie u. A. auch bei *Gryllotalpa* ungegliedert, was ich für eine Verkümmerung ansehe.

In den meisten älteren Insektenabtheilungen bleiben die Analraife bis zur Imago, in jüngeren höchstens in der Jugendform erhalten. So finden sie sich, um die von FR. BRAUER in seinen geistvollen »Studien«<sup>1</sup> eingeführte Reihenfolge innezuhalten, bei sämtlichen Dermapteren (Forficuliden), wo sie die Endzangen bilden. So kommen sie bei Ephemeriden und Odonaten bis zur Imago vor; eben so finden sie sich bei den Plecopteren (Perlariae) meist als zwei sehr lange Fäden, die nach BRAUER l. c. pag. 122 als gegliederte Anhänge auch bei jenen Jugendformen auftreten, bei deren Imago sie rudimentär werden oder fehlen (*Nemura*).

Von den Corrodentien scheinen sich Analraife (Cerci) nur bei den Termiten erhalten zu haben, wo sie bei verschiedenen Formen undeutlich zweigliedrig sind; auch BRAUER giebt l. c. pag. 363 an, dass die Jugendformen der Corrodentien »oft mit kurzen Appendices abdominales« versehen sind.

<sup>1</sup> FR. BRAUER, Systematisch-zoologische Studien (Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss. 1885). pag. 358.

In der Abtheilung der Blasenfüße (Physopoda), welche den Übergang zu den Rhynchoten bilden, sind bisher<sup>1</sup> keine Endraife beobachtet worden.

Auch der Ordnung der Hemipteren scheinen Cerci vollkommen zu fehlen; selbst an ganz jungen Wanzen (Pyrrhocoris) habe ich keine Spur derselben finden können. Somit scheint diese Abtheilung sich sehr weit vom Stammbaum der übrigen homomorphen Insekten entfernt und die Cerci schon früh verloren zu haben.

Endlich kommen Analraife (Cerci) unter den Larven der Hymenopteren in der Tenthredinidengattung *Lyda* vor, wo sie hinter dem zehnten Abdominalsegment etwas unterhalb des Afters in den Seiten sitzen. Diese Anhänge wurden von RATZBURG<sup>2</sup> für Nachschieber gehalten und, da sie mehrgliedrig sind, neben den Thorakalbeinen als viertes Fußpaar angesprochen. Sie bestehen aus drei, z. Th. beborsteten, scharf gegen einander abgesetzten und beweglichen Gliedern, deren terminales am dünnsten ist, und sind von geraden dichten quergestreiften Muskelfasern und von Nerven bis zur Spitze durchzogen.

Bei den Imagines der Hymenopteren scheinen beiden Geschlechtern gemeinsame Analraife (Cerci) nur mehr ungegliedert vorzukommen, sind aber bedeutend weiter verbreitet als bei den Larven, was darauf hindeutet, dass die Form letzterer schon bedeutenden Anpassungen unterworfen und somit viel weniger ursprünglich ist als die der entwickelten Thiere. Analraife fanden sich bei allen untersuchten Formen der entwickelten Blattwespen, deren Hinterleib auch stets aus neun deutlichen und einem undeutlichen zehnten Segmente bestand; bei *Cimbex variabilis* sind sie keulenförmig, plump, lang beborstet und 0,04 mm lang, bei *Nematus salicis* schlank und 0,025 mm lang, bei *Lyda* kurz und beborstet; auch bei einigen großen Ichneumoniden fand ich kurze, bewegliche und behaarte Analanhänge.

Bei den Larven und Imagines der Neuropteren, Coleopteren<sup>3</sup>,

---

<sup>1</sup> K. JORDAN, Anatomie und Biologie der Physapoden (Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXVII. 1888). pag. 541—617.

<sup>2</sup> J. TH. CHR. RATZBURG, Die Forstinsekten. III. 1844. pag. 62. — Die Larven von *Lyda* haben übrigens sechsgliedrige Brustbeine, indem der bei verwandten Gattungen einfache Tarsus bei ihnen in zwei Glieder zerfällt.

<sup>3</sup> Die Endanhänge der Larve von *Hydrophilus*, welche nach A. KOWALEVSKY'S Abbildung (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Würmer und Arthropoden [1871]. Taf. IX Fig. 19) scheinbar am Analstück entspringen, werden weiter unten besprochen werden.



Lepidopteren und Dipteren sind mir keine den Analraifen entsprechenden Anhänge mehr bekannt.

Gerade in der Unterklasse der pterygoten Insekten haben die Gonapophysen ihre höchste Ausbildung gefunden und sind meist den besonderen Eigenthümlichkeiten des Kopulationsvorganges oder der Eiablage derartig angepasst, dass es kaum möglich ist, auf dieselben allgemeiner einzugehen, zumal diese Anhänge oft nur als lokale Chitinverstärkungen der Genitaltaschenwände anzusehen sind. So wurden denn nur die verhältnismäßig genau erforschten äußeren Gonapophysen der Acridier, der Locustiden, Odonaten und Hymenopteren herangezogen, welche unten in dem Abschnitte über die Morphologie der Ventralanhänge besprochen werden sollen.

## II. Funktion der Ventralgriffel.

Nach seinen Beobachtungen über den Eintritt eines Nerven in die Ventralgriffel von *Machilis* etc. durfte B. GRASSI<sup>1</sup> letztere eben so als Tastorgane ansprechen, wie er nach der stark entwickelten Muskulatur der Abdominalgriffel die Mitwirkung der letzteren zur Stütze und Fortbewegung des Körpers annehmen musste.

Nach den interessanten Untersuchungen von OUDEMANS<sup>2</sup> kann *Machilis* in der That eine Art hüpfender Bewegung dadurch ausführen, dass es »alle sechzehn Anhänge zugleich nach hinten streckt«; außerdem werden die Griffel »auch fortwährend zur Stütze des Abdomens gebraucht und, während die Thiere laufen, fortwährend nach vorn und nach hinten bewegt«.

Nach meinen Experimenten kann ich diese Beobachtungen nur bestätigen. Beim Sprunge werden besonders die hinteren Griffel durch Kontraktion der starken Strecker plötzlich nach hinten gezogen, und so veranlasst das Aufschlagen der federnden Anhänge einen Gegenstoß, der das Thier vorwärts schleudert; wahrscheinlich wird diese Bewegung noch dadurch verstärkt, dass das Thier seinen in der Ruhe gekrümmten Rücken während des Sprunges streckt.

Wenn man Thiere selbst aus einer Höhe von  $\frac{1}{2}$  m schief auf eine Platte schleudert, fallen sie regelmäßig auf alle sechs Füße zugleich nieder.

<sup>1</sup> B. GRASSI, *Anat. comp. dei Tisanuri* (1888). pag. 37.

<sup>2</sup> J. T. OUDEMANS, *Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren etc.* (1888). pag. 156.

Bei Campodea sind die Bewegungen der Abdominalgriffel von denen des am ersten Segment befindlichen rudimentären Beinpaars durchaus verschieden, denn während letzteres seitlich gegen den Körper in schneller zitternder Bewegung ist, fahren die Griffel in der Längsrichtung nach vorn und hinten. Berührt man eines der Sinneshaare, zucken die Griffel meist energisch nach vorn.

Im Gegensatz zu den Abdominalgriffeln dienen die Endraife, Cerci, besonders einer sensorischen Funktion, worauf die zahlreichen an ihnen nachgewiesenen besonderen Sinneshaare etc. deuten.

Mit Ausnahme der ungliederten unbeweglichen Analanhänge von Scolopendrella, die fast nur als Ausführgänge der Spinndrüsen, und von Japyx, die als Haltezangen dienen, sind die Cerci bei den Thysanuren in der Zahl, der Beweglichkeit und vor Allem der besonderen Beborstung der Glieder derart den Fühlern derselben Gattung ähnlich, dass man auch an eine ähnliche, wenn gleich minder entwickelte Funktion der Analraife denken darf, was auch in gewissem Maße für die Raife der Insekten gilt. Bei der blinden Campodea sind die zwei Cerci am Ende noch mit einem besonderen Sinnesorgan versehen und scheinen so in der That als hintere Fühler zu dienen; auch die Zangen des blinden Japyx haben noch entwickelte Hautsinnesorgane, deren Reiz vielleicht als Reflex ihre Bewegung gegen einander zum Zweck der Vertheidigung hervorruft. Bei den augentragenden Machilis scheinen die drei Endanhänge nur in geringerem Maße zur Sinnesempfindung beizutragen, sind auch meist theilweise verstümmelt.

Bei den Formen mit ausstülpbaren Ventralsäcken sind die Bauchgriffel ohne Ausnahme stark entwickelt, was besonders bei Campodea, Machilis und Nicoletia auffällt. Hier dienen sie wohl noch nebenbei zum Schutz der Säckchen gegen Beschmutzung etc. durch ein Anstreifen an den Boden. Am Hinterrande des achten Segmentes werden sie bei Campodea durch große Fiederborsten vertreten<sup>1</sup>.

Die vortrefflichsten Springer unter den Synapteren sind unstreitig die Collembolen, bei denen diese Vorwärtsbewegung dadurch eintritt, dass zuerst die Beugemuskeln der Gabel erschlaffen und durch die starke Kontraktion der Strecker noch der Widerstand des elastischen Häkchens überwunden, jedenfalls aber die Sprunggabel

<sup>1</sup> Bei den Diplopoden können die Hüftsäckchen wegen des hohen Ganges der zahlreichen Laufbeine den Boden überhaupt nicht berühren, doch sind auch hier oft die Hüften um sie herum besonders lang beborstet.

energisch nach hinten gezogen wird und mit den federnden Enden auf den Boden aufschlägt. TH. V. SIEBOLD's<sup>1</sup> Behauptung, dass die Gabel in der Ruhe nach hinten ausgestreckt getragen werde, gilt somit für das lebende Thier nicht, wohl aber sieht man diese Lage oft an durch Alkohol konservierten Exemplaren. Nach dem Sprunge kehrt die Gabel wieder in ihre frühere Lage (und über das Häkchen) zurück und fallen die Collembola auch stets wieder auf alle sechs Beine zugleich nieder.

Über die Funktion der Cerci bei Periplaneta<sup>2</sup> verdanken wir V. GRABER's Experimenten den Nachweis, dass diese Anhänge bei geköpften Thieren eine große Empfindlichkeit für Gerüche besitzen: Thiere ohne Endraife (»Afterfühler« GRABER's) reagierten auf die Wirkung von Rosmarinöl meist noch nicht nach sechzig, Thiere im Besitz der Endgriffel aber schon nach zwei Sekunden.

## II. Morphologie der Ventralgriffel.

Die zuerst bei Machilis beobachteten beweglichen Abdominalgriffel wurden von P. LATREILLE<sup>3</sup> als echte Hinterleibsbeine angesehen; er schrieb also Machilis zwölf Paar Beine zu, »dont trois thoraciques et neuf ventrales, mais rudimentaires«.

GERVAIS bezeichnete diese Griffel im Anschluss an GUÉRIN<sup>4</sup> als »fausses pattes abdominales«, wohl in Ansehung der Abdominalfüße der Decapoden<sup>5</sup>.

H. BURMEISTER<sup>6</sup> bestritt wieder LATREILLE's Deutung mit dem Hinweise, dass diese Anhänge nach vorn an Größe abnehmen.

Ähnlich wie LATREILLE glaubte auch F. M. BALFOUR<sup>7</sup>, dass die »kleinen Vorragungen an mehreren der Abdominalsegmente verschiedener Thysanuren wahrscheinlich als rudimentäre Füße betrachtet werden dürfen«. In der That scheint besonders dieser Ausspruch des genialen Embryologen obiger Deutung zur allgemeineren Annahme verhelfen zu haben.

<sup>1</sup> TH. V. SIEBOLD, Lehrbuch der vergl. Anatomie. I. 1848. pag. 565.

<sup>2</sup> V. GRABER, Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestelle chemischer Reize bei Thieren (Biolog. Centrabl. V.). pag. 452.

<sup>3</sup> Nouv. Ann. du Muséum. I. 1832. pag. 175.

<sup>4</sup> Ann. sc. nat. V. 1836. pag. 374.

<sup>5</sup> P. GÉRAIS, Hist. nat. Ins. Aptères. III. 1844.

<sup>6</sup> H. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie. Bd. II. 1838. pag. 454.

<sup>7</sup> F. M. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie (übersetzt von B. VETTER). Bd. I. 1880. pag. 388.

Von der Voraussetzung ausgehend, dass die Insekten von den Crustaceen abzuleiten seien, deutete WOOD-MASON<sup>1</sup> die Coxalgriffel an den zwei hinteren Hüftpaaren von Machilis geradezu als Exopoditen, die Hüftgriffel von Scolopendrella aber als Endopoditen eines mehrästigen Anhanges. Die Abdominalgriffel von Machilis hingegen sah er wieder für Exopoditen und die durch eine Mittelfurche getrennte Bauchplattenduplikatur, an der die Griffel und die Ventralsäcke liegen, als »coalesced basal joints«, als die Protopoditen des ganzen Anhanges, an. In Übertragung auf die homologen Anhänge der Schaben erklärte er die Styli am neunten Abdominalsegmente der Männchen eben so für Exopoditen wie die Endanhänge (Cerci) des End- (nach ihm zehnten) Segmentes, während er die Penisklappen von Lepisma und die Legescheidentheile von Machilis und homologe Anhänge der Blattiden als Endopoditen bezeichnete und auch bei weiblichen Schaben (nach gütiger Mittheilung bei *Periplan. decorata* Br.) pag. 167 den männlichen Styli durchaus homologe Anhänge am neunten Hinterleibsringe beschrieb. Auf den Umstand, dass die Beine von Scolopendrella außerhalb der Hüftgriffel liegen, gründete er weiter die Hypothese, dass die Extremitäten der Myriopoden denen der Insekten nicht strikte homolog seien, vielmehr den Hüftgriffeln von Machilis entsprächen.

Ähnlich stellte B. GRASSI<sup>2</sup> die Ansicht auf, dass die Beine mit den »Pseudobeinen« (= Hüftgriffeln) von Scolopendrella und die zwei letzten Beinpaare von Machilis mit ihren Hüftgriffeln als »traccie evidenti« anzusehen wären, dass alle Anhänge »der primitiven Tracheaten« wie bei den Crustaceen mehrspaltig waren.

In meinem schon berührten Vortrage suchte ich dann den Nachweis zu führen, dass im Gegentheil alle diese Anhänge der Myriopoden und Insekten auf einfache Extremitäten zurückzuführen seien, dass die Coxalanhänge von Machilis und Scolopendrella spornartigen reinen Integumentalgebilden entsprächen, und auch die Abdominalgriffel der Thysanuren als solche gedeutet werden müssten.

Eines meiner damals für den geringen morphologischen Werth dieser Abdominalgriffel angeführten Argumente, das Fehlen einer in sie hineintretenden Muskulatur, suchte GRASSI in seiner letzten Arbeit<sup>3</sup> zurückzuweisen, indem er hervorhob, dass u. A. auch die Cerci

<sup>1</sup> J. WOOD-MASON, Entomol. Notes (1879). pag. 156 und 158.

<sup>2</sup> B. GRASSI, Morfol. della Scolopendrella (1886). pag. 27.

<sup>3</sup> B. GRASSI, Anat. compar. dei Tisanuri (1888). pag. 38.

von Campodea, Lepismiden und Machilis keine solche Muskeln besäßen und dass die Abdominalgriffel nicht wie die Borsten das Produkt einer Hypodermzelle seien, sondern aus »connettivo (mesodermo) involto da ipoderma e da cuticula con peli ecc.« beständen. Es sind dies aber, wie gezeigt werden soll, nur Unterschiede des Grades, nicht des Wesens, zumal es echte Sporne giebt, so im Schienenblättchen der Schmetterlinge, welche einen noch viel höher entwickelten Bau aufweisen.

Über die morphologische Werthigkeit der Ventralgriffel der Thysanuren selbst spricht sich GRASSI in seiner letzten Arbeit<sup>1</sup> nur mehr dahin aus, dass er sie für »rudimenti delle zampe, non appena in senso filogenetico« erklärt.

Um zuerst die Hüftgriffel zu besprechen, so sind dieselben bei Scolopendrella durch kurze Beugemuskeln so weit nach vorn beweglich, dass sie eine zum Körper senkrechte Stellung einnehmen können. — Hier dienen sie also schon besonderen Zwecken und sind denselben durch die sekundäre Entwicklung ihrer Muskulatur angepasst.

Die einfachste Form aller solcher spornähnlichen Anhangsgebilde der Hüfte treffen wir wohl bei Chilopoden an, jedoch nur bei den ursprünglicheren Formen mit geringer Segmentzahl (Chil. anamorpha).

So besitzen die größeren Arten von Lithobius an den hintersten Hüften kurze kräftige Sporne, in welche natürlich auch die Leibeshöhle sich fortsetzen kann, oft in Mehrzahl. Bei manchen Arten kommt nur ein in der Mitte des Außenrandes sitzender starker Sporn vor, der zu dem auffallend langen und auf der Oberfläche behaarten, aber ebenfalls noch unbeweglichen Hüftsporn in der Mitte der Unterseite der Hüften von Scutigera überführt, in den ebenfalls Fettkörpermassen etc. eintreten.

Bei Machilis sind die Hüftgriffel zwar ebenfalls gelenkig dem Beine eingefügt wie bei den Symphylen, jedoch tritt keine sie bewegende Muskulatur an sie heran, was ich, im Gegensatz zu WOOD-MASON, nicht als ein Zeichen vorgeschrittener Verkümmern, sondern als einen Beweis für ihre geringe Entwicklung ansehen möchte, zumal sich in der Hüfte durchaus kein Rudiment zu dem Hüftgriffel gehender Muskeln nachweisen lässt. So hat man diesen Hüftgriffel wohl nur für eine Spornbildung zu halten, die an der Außenseite des

<sup>1</sup> B. GRASSI, Anat. compar. dei Tisanuri (1888). pag. 37.

Gliedes nach vorn verschoben ist, wie dies mit dem Schienenblättchen der Schmetterlinge an der Innenseite geschieht.

Wie auch GRASSI bemerkt hat, gleichen nun die Abdominalgriffel von *Machilis* auffallend den Anhängen der letzten zwei Hüftpaare. Somit kann man auch erstere nur als Integumentalgebilde auffassen, und zwar als stark entwickelte spornähnliche Borsten, in deren weites Lumen sekundär mesodermatische Elemente, wie Fettkörper, Bindegewebe und Blutflüssigkeit eintreten können, die aber ihrer ersten Anlage nach auf rein ektodermale Bildungen zurückzuführen sind und wie die größeren Haargebilde (so z. B. die Hautsinnesborsten von *Japyx*) ihre Entstehung einer Gruppe von Hypodermiszellen verdanken.

Dem letzten Paar der Abdominalgriffel<sup>1</sup> von *Machilis* durchaus homolog sind die stets ungegliederten, als Styli bezeichneten Anhängen an der neunten Bauchplatte vieler Orthopteren, die schon bei dieser Ordnung rückgebildet erscheinen und bei den übrigen Insekten, so viel bekannt, fehlen.

Nach den Untersuchungen, die Herr Dr. N. CHOLODKOVSKY<sup>2</sup> über die Entwicklung von *Phyllodromia* herausgegeben hat und die ich mit seinen Präparaten vergleichen durfte, entstehen die Griffel am neunten Abdominalsegment<sup>3</sup> erst bedeutend nach der Anlage der Beine, selbst noch der Endraife, die vom Afterstück entspringen, aus Hautpapillen und sind in beiden Geschlechtern ursprünglich gleichmäßig entwickelt. Es gelang mir, sie auch bei *Periplaneta orientalis* noch bei Weibchen des vorletzten Stadiums (ohne ausgebildete Flügelstummel) nachzuweisen, während sie bei den ganz entwickelten vollkommen fehlen<sup>4</sup>. — Diese Unterdrückung der Styli bei den Weibchen wird dadurch veranlasst, dass die Genitalöffnung nach vorn und zugleich in die Tiefe rückt, so dass sie unter die siebente Rückenplatte zu liegen kommt und so neben der Verkümmern der letzten Bauchplatten erst recht die der Anhängen bewirkt.

Bei den Männchen von *Phyllodromia* bleiben die Griffel bis zur vollkommenen Geschlechtsreife bestehen und sind an der durch links-

<sup>1</sup> Bei *Campodea* und *Japyx* scheinen dieselben am 8.—9. Segment sekundär unterdrückt zu sein.

<sup>2</sup> N. CHOLODKOVSKY, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insekten (Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLVIII. 1. Taf. VIII).

<sup>3</sup> Vgl. desselben »Nachtrag«. Ibid. pag. 301.

<sup>4</sup> E. HAASE, Über die Zusammensetzung des Schabenkörpers (Sitzungsber. Gesellschaft naturforsch. Freunde. Berlin 1889. pag. 133).

seitige Rückbildung asymmetrisch gewordenen neunten Abdominalplatte stets noch als ungleiche, knopf- oder lappenartige borstenbesetzte Anhänge nachzuweisen<sup>1</sup>.

Bei Angehörigen stark modificirter Schabengruppen, z. B. bei *Panesthia javanica*, findet sich in beiden Geschlechtern nach WOOD-MASON<sup>2</sup> keine Spur der Griffel mehr vor.

In der Gryllidengattung *Tridactylus* sitzen nach der Angabe BRUNNER's<sup>3</sup> »vier Anhänge am zehnten Segment«, deren oberes Paar zweigliedrig, das untere ungegliedert ist. Durch die Güte des Herrn Hofrath v. BRUNNER durfte ich an Stücken verschiedenen Alters von *Trid. variegatus* feststellen, dass alle vier Anhänge am Afterstück aufsitzen, die oberen den Raifen entsprechen und am Basalgliede auch die Befestigung der Sinneshaare in rosettenförmig gekrauten Näpfchen wie andere Grylliden zeigen, während die unteren Anhänge mit H. DE SAUSSURE (*Mél. orthopt. II. pag. 214*) als artikulirende Fortsätze der Afterklappen anzusehen sind.

Auf die Umwandlung einer prägenitalen Bauchplattenduplikatur mit daransitzenden Abdominalgriffeln, wie sie ähnlich bei *Machilis* vorkommen, ist wohl die Sprunggabel (und vielleicht auch das Häkchen) der Collembolen zurückzuführen, welche bei *Smythuriden*, *Tomocerus* und *Orchesella* nach LUBBOCK am vorletzten, bei *Podura* und *Achorutes* am drittletzten Segment auftritt. Dann entspräche das unpaare Basalsegment (*Manubrium*) der plattenartigen Duplikatur und die paarigen Arme den Griffeln, da z. B. zwar mehrere Muskeln an das Basalstück, aber nur einer an die Arme und keiner in letztere hinein tritt. —

Dass übrigens die Sprunggabel in der Familie der Collembola ursprünglich allgemein vertreten war, wird durch die Entdeckung RYDER's<sup>4</sup>, dass der Embryo von *Anurida maritima* am vierten Abdominalsegment ein bald verschwindendes Gabelrudiment besitzt, sehr wahrscheinlich gemacht. Zugleich gestattet die verschiedene Lage der Gabel auch die bedingte Annahme der LUBBOCK'schen Hypothese<sup>5</sup>,

<sup>1</sup> Diese Griffel sind auch der Aufmerksamkeit von S. BREME (BREHM) (*Recherch. comp. des org. génitaux du Blatt. germ. et Periplan. orient.* [Arb. der entomol. Gesellschaft. St. Petersburg 1880. Russisch]) entgangen; derselbe bezeichnet übrigens die Styli von *Periplaneta* unrichtig als Cerci.

<sup>2</sup> J. WOOD-MASON, *Entomol. Notes* (1879). pag. 167.

<sup>3</sup> C. BRUNNER v. WATTENWYL, *Prodromus der europ. Orthopt.* pag. 453.

<sup>4</sup> J. RYDER, *The development of Anurida etc.* (*Amer. Naturalist.* 1886). pag. 300.

<sup>5</sup> J. LUBBOCK, *Monograph. etc.* (Ray Soc. 1873). pag. 70.

dass ursprünglich jedes Abdominalsegment der Collembolen ein Paar Ventralanhänge (d. h. wohl Griffel) besaß.

Wie im Allgemeinen die frühere oder spätere Ausbildung eines Anhanges oder Organes auch durch seine Entwicklungshöhe bedingt wird, legen sich auch die Cerci am Embryo von *Phyllodromia*, wie *CHOLODKOVSKY* zeigte, verhältnismäßig früh als Auswüchse des »elften Segmentes« (= Endstückes) an. Ihre Lage ist ursprünglich subanal und fast ventral, doch rücken sie im Laufe der Entwicklung höher hinauf, bis sie endlich über dem After liegen: sie machen also eine ähnliche Wanderung durch, wie die Fühler in Beziehung zur Mundöffnung.

Die Cerci, welche in keiner Hexapodengattung fehlen, die auch Abdominalgriffel trägt, scheinen aber nicht bloß ihrer höheren Entwicklung wegen am Embryo früher angelegt zu werden als die Griffel, sondern überhaupt ältere Anhangsbildungen darzustellen, welche nur jünger als die Abdominalbeine sind. In vielen Hinsichten nämlich entsprechen den Endraifen die als »Furkalanhänge« bezeichneten, ebenfalls oft langen und vielgliedrigen (*Apus*) Fortsätze am Telson der Crustaceen, auf welche besonders *C. CLAUS* aufmerksam gemacht hat. So wird es wahrscheinlich, dass diese Endanhänge sich in den großen Arthropodenklassen auf fühlerähnliche Appendices des Afterstückes gemeinsamer annelidenartiger Vorfahren, zurückführen lassen und vielleicht auch den Analfühlern recenter Polychaeten entsprechen.

Während *Peripatus* keine Analraife besitzt, sind unter den Myriopoden Cerci bisher nur bei *Scolopendrella* nachgewiesen, wo sie ungegliedert und unbeweglich, zum Ausführgang der Spinndrüsen umgebildet und zugleich hoch über den After gerückt sind.

Unter den Thysanuren zeigt *Machilis* die höchste Ausbildung des Afterstückes; hier finden sich die drei starken vielringeligen Schwanzanhänge, unter deren mittlerem noch ein spitzes Hautläppchen sitzt, und zwei ventrale entwickelte Analklappen. Unter den übrigen Thysanuren tritt das Afterstück bei *Campodea* und *Japyx* so bedeutend zurück, dass es bisher von keinem Forscher unterschieden wurde. Immer zeigt es die beiden Endraife, die bei *Campodea* schlank und vielgliedrig sind, während sie bei *Japyx* als derbe Zangen fast den ganzen Raum zwischen den Dorsal- und Ventralplatten des zehnten Hinterleibssegmentes einnehmen; bei *Campodea* sind die unteren zwei Afterklappen noch entwickelt, während das obere Deckstück kaum hervortritt.

Als Rudimente der Cerci thysanurenähnlicher Vorfahren sind



wohl auch die ungegliederten, aber beweglichen Häkchen am Hinterleibsende gewisser Collembola anzusehen, die sich allerdings nur bei den schon rückgebildeten Formen der Lipuriden, so nach TULLBERG l. c. in der Gattung *Achorutes* Templ., *Xenylla* Tullb. und einigen Lipuren, vorfinden; bei *Triaena* Tullb. kommen sogar wie bei *Machilis* drei Endhäkchen vor. Bei den am meisten rückgebildeten Formen, bei denen Ventraltubus und Sprunggabel zugleich verkümmert sind, fehlen zumeist auch die Endhäkchen, so nach TULLBERG bei *Anurophorus*, *Anurida* und *Anura*; nur *Lipura ambulans* L. und *L. armata* Tullb. besitzen zwar keine Sprunggabel mehr, haben aber nach TULLBERG noch starke Endhäkchen.

In ganz ähnlicher Weise wie bei *Machilis* entwickelt sich das Afterstück auch bei den Larven und vielen Imagines niederer Insekten. Als Vergleichsmaterial diene z. B. eine Larvenform von *Libellula*, an der das Afterstück durch Isolation als selbständiges hinter dem zehnten Abdominalringe gelegenes »Segment« nachzuweisen ist. An diesem kann man fünf beweglich eingelenkte ungegliederte Anhänge unterscheiden, deren mittelster dorsaler der Afterdecke, deren zwei seitliche dorsale und kurze den Endraifen, deren zwei ventrale längere dick-dreiseitige in ihrer Lage unteren Afterklappen entsprechen dürften. Der mittlere dorsale Anhang lässt sich nun mit Wahrscheinlichkeit als dem Mittelschwanz von *Machilis* homolog ansehen und ihm entspricht wohl auch das Afterdeckstück der Schaben, das bei *Phyllodromia* einen lang ovalen Lappen bildet, bei *Periplaneta* quer halbmondförmig und hinten tief ausgerandet ist, während die zwei unteren Afterklappen eine abgerundet dreiseitige Gestalt besitzen.

Es ist überhaupt wahrscheinlich, dass diese Analanhänge bei allen Insekten denen der Thysanuren homolog sind, denn sie kommen nur bei Gattungen vor, welche sich unter den verwandten Formen durch Einfachheit des Baues als die ursprünglicheren darstellen; z. B. entsprechen sich die Zangen von *Japyx* und den Forficuliden bis auf Einzelheiten ihres Baues und ihrer Entwicklung.

Die Cerci der Blattiden bleiben nach CHOLODKOVSKY bis zum Ende der Embryonalentwicklung einfach und gliedern sich erst nach dem Verlassen des Eies. Dies spricht dafür, dass sie überhaupt in der Abtheilung der Insekten einer allmählichen Reduktion unterworfen und zu Organen geringerer Bedeutung geworden sind. So lässt sich denn auch schon eine absteigende Entwicklungsreihe dieser Raife aufstellen, die von ihrer deutlichen Zusammensetzung aus

19—9 Ringeln (*Blabera*, *Corydia*, *Blatta*, *Phyllodromia*) allmählich zu ihrer Reduktion auf ein Glied (*Panesthia*) führt.

Alle Formen mit Analraifen zeichnen sich durch eine verhältnismäßig primäre Gliederung des Hinterleibes aus, denn Cerci sind bisher nur bei Formen von Insekten und Myriopoden gefunden worden, die zehn Abdominalringe besaßen. So fehlen sie eben so den durch Elongation entstandenen vielgliedrigen Chilopoden und Chilognathen, wie den durch Konzentration des Hinterleibes ausgezeichneten Vertretern der höheren Insekten, während sie bei Orthopteren mit der ursprünglichen Zahl der Hinterleibsringe noch allgemein vorkommen.

Wie bei *Machilis* wandelt sich auch bei vielen niederen Insekten das Afterdeckstück zu einem vielgliedrigen raifenähnlichen Anhang um, der zwar meist von Tracheen durchzogen und von Blutmassen durchströmt wird, aber nur selten eigene durchgehende Muskelzüge besitzt. Solch aus drei Endfäden bestehender Schwanz findet sich bei Ephemeriden manchmal bis zur Imago (z. B. *Ephem. vulgata*). Während bei der Larve von *Palingenia longicauda* nach CORNELIUS<sup>1</sup> noch drei vielgliedrige Endanhänge vorkommen, deren seitliche länger sind, ein Zustand, welcher sich in der Nymphe erhält, bleibt in der Imago nur ein ungegliedertes behaartes Zäpfchen als Rest des Mittelanhanges zurück.

Unter den höheren Insekten mit Cercis (vgl. pag. 392—393) scheint kein mittlerer gegliederter Endfaden mehr vorzukommen.

Als besondere, nicht auf die Cerci zurückführbare Bildung sind die am letzten Segment unterhalb des Afters liegenden Nachschieber zu betrachten, welche nur bei Larven und zwar zuerst in der Ordnung der Neuropteren auftreten und z. B. bei den Phryganiden allgemein bekannt sind und den ein Gehäuse tragenden Larven dazu dienen, sich in letzterem festzuhalten. Indem sie selbst nach ZADDACH<sup>2</sup> aus einer starken seitlichen Vorwucherung der Bauchseite des Segmentes entstehen, legen sich ihre Endhaken wie andere stärkere Chitinbildungen an.

Während bei den Larven von *Sialis* die Bauchseite des zehnten Abdominalsegmentes sich in einen langen, wohl als Tracheenkieme fungierenden Endfaden auszieht, besitzen die ebenfalls frei im Wasser

<sup>1</sup> CORNELIUS, Beiträge zur näheren Kenntnis der *Palingenia longicauda* (Elberfeld 1848) pag. 27.

<sup>2</sup> E. ZADDACH, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliederthiere. 1854. pag. 56.

lebenden Larven der in *Corydaloides* schon im Devon vertretenen Gattung *Corydalus*, welche den Vorfahren der Phryganiden nahe steht, am Körperende nach HALDEMAN<sup>1</sup> ebenfalls zwei Fortsätze, deren jedem zwei bewegliche Krallen aufsitzen, welche der Larve bei von vorn kommenden Störungen eilige Rückwärtsbewegungen ermöglichen.

Auch bei den landbewohnenden Larven der ebenfalls zu den Sialiden gehörenden Gattung *Raphidia* kommen ähnliche Nachschieber vor. Dieselben sitzen hinter der Bauchplatte des zehnten Segmentes und treten als weiche Polster unter dem After hervor, sobald die Larve Kriechbewegungen macht. Die Chitinhaut der Nachschieber gleicht in der Struktur der den After begrenzenden Cuticula. Selbst bei amputierten Thorakalbeinen vermochte die Larve noch vermöge ihrer Nachschieber schnelle Rückwärtsbewegungen auszuführen.

Wie bei *Raphidia* finden sich auch unter den terrestrischen Käferlarven nachschieberartige Bildungen, welche aus der EndEinstülpung hinter dem zehnten röhrenförmigen, mit dem Afterstück innig verschmolzenen Segment unter der Analöffnung hervortreten und ebenfalls zur Bewegung dienen. Sie scheinen von landbewohnenden Neuropteren ererbt zu sein und finden sich bei einer großen Anzahl von freilebenden Larven, so besonders deutlich bei *Telephorus* und vielen *Lampyriden*, bei *Carabiden*, *Staphyliniden* und *Chrysomeliden*. Auch sie dienen oft, wie dies zuerst bei den Larven von *Opilo domesticus* erwähnt wird<sup>2</sup>, zur Rückwärtsbewegung, sind bei gewissen Heteromeren (*Mycetocharis*, *Allecula*, *Pentaphyllus*) besonders stark entwickelt und werden von SCHIÖDTE als »*Verrucae ambulatoriae annuli analis*«<sup>3</sup> bezeichnet.

Zu ihrer Unterstützung dienen noch oft besondere fingerförmige Haftschläuche, welche mit kurzen, körperwärts gerichteten Chitinhäkchen besetzt sind und von kräftig entwickelten Rückziehmuskeln durchzogen werden. Sie finden sich schon zu vier bei *Panorpa* und scheinen besonders unter campodeiformen Larven der Käfer verbreitet. So kommen sie unter *Carabiden*, von SCHIÖDTE als »*Verrucae scensoriae exsertiles*« bezeichnet, zu vier bei *Elaphrus*, zu

<sup>1</sup> S. S. HALDEMAN, History and Transformations of *Corydalus cornutus* (Memoirs Amer. Acad. New. Ser. vol. IV. Part I. Cambridge and Boston 1849). pag. 159. Vgl. Taf. I Fig. 1.

<sup>2</sup> CHAPUIS et CANDÈZE, Catalogue des larves des Coleoptères. Liège 1853. pag. 19.

<sup>3</sup> J. G. SCHIÖDTE, De metam. Eleutherat. observ. (Nat. Tidsskrift. 1861—1872).

zwei bei *Dyschirius*, *Pterostichus*, *Anchomenus*, *Bembidion* vor. Am höchsten entwickelt fand ich die Haftschräuche bei einer riesigen südamerikanischen *Lampyriden*larve. Hier bildeten sie jederseits des Afters unter der mit starken Chitinplatten bedeckten Rückenwand des zehnten Ringes korallenförmige, dichotom verzweigte Massen von der Länge des Segmentes, die sich aus je 20—30 Schräuchen zusammensetzten, deren jeder von zwei gewaltigen, durch besonders grobe Kästchenstruktur ausgezeichneten Retraktoren durchzogen und von einer mit starken Widerhaken besetzten Chitinhaut bekleidet war.

Auch bei *Staphyliniden* sind die Haftschräuche weit verbreitet; so erwähnt SCHÖDDE deren je vier bei *Stenus*, *Tachyporus*, *Philonthus*, *Xantholinus*, *Oxyporus* (vgl. l. c. Taf. XI Fig. 14), die sich wohl auf dichotome Verästelung von zwei Schräuchen zurückführen lassen. — Diese Lokomotionsorgane wurden 1826 anscheinend von MAILLE zuerst bei *Lampyris*larven als eine Art »houppes nerveuses« genauer beschrieben, aber schon von DEGEER beobachtet<sup>1</sup>.

Dieselben Nachschieber haben sich vielleicht direkt von den *Triopter*enlarven auf die der Schmetterlinge vererbt und würden dann ebenfalls dem zehnten Abdominalsegment zuzusprechen sein.

Schon KOWALEVSKY bildete l. c. auf Taf. X Fig. 10 einen Embryo von *Sphinx populi* ab, der zehn entwickelte Hinterleibssegmente besitzt, an deren jedem eine knopfförmige Beinanlage auftritt. Eben so giebt HATSCHKE<sup>2</sup> für den Embryo der Goldasterraupe an, dass er zehn Hinterleibssegmente besitzt, und dass sich außerdem noch ein Afterstück findet, in das sich die Anlage des Nervensystems nicht hineinerstreckt.

Hieraus ergibt sich, dass man auch den Körper der Raupe als aus zehn Hinterleibssegmenten bestehend anzusehen hat, von denen die letzten meist derart undeutlich werden, dass man fast allgemein die Nachschieber zum neunten Segment rechnete<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> Vgl. J. O. WESTWOOD, *Introduct. to the Mod. Classific. of Insects*. I. 1839. pag. 251.

<sup>2</sup> B. HATSCHKE, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepid.* (Jenaische Zeitschrift. X. 1876). pag. 130.

<sup>3</sup> Diese Nachschieber fehlen, so weit aus der Litteratur zu ersehen ist, nur wenigen Raupenformen; bei vielen *Notodontiden* z. B. dienen sie zwar nicht mehr zur Lokomotion und sind daher meist plattenartig verkümmert (*Platypteryx*) oder zu keulenförmigen Anhängen (*Stauropus*) oder zu den langen, die rothen Schreckfäden bergenden Gabelästen umgewandelt (*Harpyia*), fehlen aber keineswegs, wie das die meisten Fachwerke behaupten.

Als eine eher selbständig erworbene Bildung hat man die wenig entwickelten Nachschieber vieler Blattwespenlarven anzusehen. Zugleich wird schon aus dem Vergleiche der Larve von *Lyda* mit der von *Nematus* klar, dass die Cerci zu den Nachschiebern in keiner Beziehung stehen, denn letztere sitzen bei *Nem. salicis* deutlich am entwickelten zehnten Abdominalringe, dessen Dorsaldecke vom Afterstück durch eine Furche abgetrennt ist, während sich die Reste der Cerci in den bereits von G. ZADDACH<sup>1</sup> für *Nematus* als charakteristisch hervorgehobenen »Afterspitzchen« erkennen lassen, die unter der Afterdecke nahe dem Außenrande als weiche, zitzenförmige, 0,012 mm lange Hauterhebungen aufsitzen. Bei der Larve von *Lyda* treten im Gegentheil die Cerci deutlich hervor, während die Dorsaldecke des zehnten Hinterleibssegmentes mit dem Afterstück verschmolzen zu sein scheint, hingegen sind die Nachschieber an der Bauchplatte nicht entwickelt. Wir haben aber in diesen Larven von *Lyda* und *Nematus* Formen vor uns, welche den Imagines ähnlicher sind als alle übrigen Vorstufen der Hymenopteren und Lepidopteren. Dafür spricht das (bisher erst bei *Sirex* nachgewiesene) Vorkommen von zwei wie bei der Imago offenen Stigmenpaaren am Vorderrande des Meso- und am Metathorax<sup>2</sup>, deren letzteres allerdings ziemlich klein ist, aber mit dem Hauptlängsstamm der Tracheen in freier Verbindung steht, und der Nachweis zahlreicher (ca. 50) kurzer Harngefäße bei der Larve von *Lyda pratensis*, deren gleiche Zahl in der Imago sich wiederfindet<sup>3</sup>.

Da die Nachschieber stets in der Verlängerung der Thorakalbeine liegen, erinnern sie auffallend an die Endbeine der Myriopoden und von *Peripatus*. Doch können sie nur als den Brustbeinen orthostiche, nicht als ihnen streng homologe Bildungen angesehen werden.

<sup>1</sup> C. G. A. BRISCHKE und G. ZADDACH, Beobachtungen über die Arten der Blatt- und Holzwespen (Schriften phys.-ök. Gesellschaft zu Königsberg. XVI). pag. 41.

<sup>2</sup> J. PALMÉN giebt (Zur Morphologie des Tracheensystems. 1877. pag. 101) an, dass die Stigmen am zweiten und dritten Thoraxringe der Blattwespenlarven geschlossen seien, scheint also das erste, lange nachgewiesene Stigmenpaar für prothorakal zu halten, wie er es bei den Raupen gedeutet hat. In der That entspricht aber das erste Stigmenpaar auch der Raupen stets dem Mesothorax, da sich, wie bei ähnlichen Formen der Käferlarven, hinter ihm nur ein zeitweilig geschlossener, zum Metathorakalstigma gehöriger Verbindungsstrang der Tracheenlängsstämme nachweisen lässt.

<sup>3</sup> Dasselbe giebt E. SCHINDLER (Zeitschrift für wiss. Zoologie. XXX. 1878. pag. 638) für *Lophyrus* und *Tenthredo* an.

da sie bei ursprünglicheren Formen (*Lyda*) oft fehlen und ihr abweichender Bau und ihre offenbar spätere Entwicklung sie als sekundäre Bildungen erscheinen lassen, zumal den unzweifelhaft älteren Insekten ohne fastendes Puppenstadium (*Ins. hemimetabola*) Anhänge am zehnten Hinterleibssegment durchaus fehlen.

Bei vereinzelt Larven der Neuropteren treten besondere abdominale krallenlose Scheinfüße (*Pedes spurii*) auf, deren sich bei *Panorpa* nach FR. BRAUER<sup>1</sup> acht Paar von kegelförmiger Form vorfinden. — An Stücken, die ich der Güte des Herrn Prof. Dr. FR. BRAUER verdanke, fand ich, dass die Brustfüße selbst ziemlich schwach und weichhäutig sind und dass die Scheinfüße am ersten bis achten Abdominalsegment als spitzkegelförmige, undeutlich geringelte Hauterhebungen aufsitzen, die nicht genau in der Verlängerung der Thorakalbeine liegen, sondern mehr nach der Mitte zusammentreten, und zwar von letzterer nach hinten allmählich abweichen, also sich umgekehrt verhalten wie die verkümmerten Abdominalfüße polypoder Embryonen. So sind diese Scheinfüße nicht einmal als denen der Raupen homotop anzusehen, sondern scheinen eher auf höhere Entwicklung warzenartiger Höcker zurückführbar, wie sie zwischen den Basalgliedern der Thorakalbeine auftreten, zumal vor ihnen gelegene kleinere Papillen sich in derselben Entfernung vom Thorax bis zum Abdomen hinab erhalten und in der Verlängerung der Brustbeine selbst eine dritte Warzenreihe außerhalb der Scheinfüße auftritt. — Ähnliche Scheinfüße kehren nun, fast allgemein verbreitet, an den Schmetterlingslarven wieder, wo sie an verschiedenen Hinterleibssegmenten vorkommen und wohl nur bei Minirraupen fehlen<sup>2</sup>.

Sie bestehen aus einem breiten und flachen Basaltheil, der wie das Hüftglied der Thorakalbeine allmählich in den Körper übergeht und vorn und hinten von schiefen Muskeln bewegt wird, und einem distalen Theil. Dieser trägt gekrümmte Chitinhäkchen, welche entweder an seiner Außenseite stärker entwickelt sind (fast alle *Macrolep.*) oder einen gleichmäßigen, geschlossenen Kranz bilden (alle *Microlep.*), und wird durch gerade verlaufende Muskeln bewegt.

Wie angegeben, trägt nach KOWALEVSKY der junge Keimstreif des Pappelschwärmers zehn Paare von Abdominalstummeln, so dass

---

<sup>1</sup> FR. BRAUER, Entwicklungsgeschichte der *Panorpa communis* (Sitzungsberichte math.-naturw. Klasse k. Akad. der Wiss. Wien 1851).

<sup>2</sup> Bei der Larve von *Micropteryx* fehlen auch die Thorakalbeine.

vielleicht, um mit GRABER zu reden, »die an der Raupe an zwei Stellen unterbrochene Reihe von Abdominalanhängen auf eine kontinuierliche Reihe embryonaler und mit den Brustbeinen nahezu gleichalteriger, also wohl auch homologer Anlagen zurückzuführen wäre«<sup>1</sup>.

Eben so beobachtete TICHOMIROW<sup>2</sup>, dass die Abdominalanhänge schon sehr früh auf allen Bauchsegmenten, mit Ausnahme des ersten, zum Vorschein kommen. — Dagegen fand V. GRABER<sup>1</sup> am Embryo der Eichenglocke, dass Abdominalanhänge erst nach der Verschmelzung der Kopfsegmente und dann nur an den Segmenten auftreten, welche »auch noch im Raupenstadium Stummeln tragen«.

Somit bedürfen diese sich widersprechenden Angaben KOWALEVSKY'S und GRABER'S noch der Nachprüfung. Sollte sich in der That ergeben, dass die Raupen als Embryonen an allen Hinterleibsringen Beinanlagen besäßen, so hätten wir auch in dieser Form des Insektenembryo nur eine Wiederholung der bei Orthopteren und Hydrophilus etc. nachgewiesenen Polypodie.

Für die sekundäre Natur der Scheinfüße der Raupen spricht die schon früher von TH. GOSSENS<sup>3</sup> gemachte und von L. KNATZ<sup>4</sup> wiederholte Beobachtung, dass die Raupen vieler Noctuiden in der Jugend wie die Spannerraupe kriechen, weil einzelne Bauchfußpaare, z. B. die des dritten und vierten Abdominalringes, noch nicht entwickelt sind. — Danach würden sich also die Scheinfüße in derselben Reihenfolge<sup>5</sup> wie die Abdominalgriffel von *Thermophila* von hinten nach vorn, also umgekehrt wie die embryonalen Abdominalbeine entwickeln. Übrigens spricht auch der Umstand, dass die Scheinfüße an der entwickelten Imago nicht mehr nachweisbar sind, während die Nachschieber doch wenigstens zu Afterdeckplatten werden, für ihren geringen morphologischen Werth.

Bei den Larven der Blattwespen kommen Scheinfüße meist schon vom zweiten bis zum siebenten (achten) Hinterleibsringe vor; der neunte ist stets anhangslos, der zehnte meist mit den schwächer als bei den Raupen entwickelten Nachschiebern bewehrt. Diese Abdo-

<sup>1</sup> Vgl. GRABER, Über Polypodie etc. (1888). pag. 610.

<sup>2</sup> Vgl. CHOLODKOVSKY, Studien etc. (1889). pag. 97.

<sup>3</sup> Ann. Soc. ent. France. Octobre 1868. — Vgl. dieselben. 6. sér. Bd. VII (1887—1888). pag. 388.

<sup>4</sup> Zoologischer Anzeiger. IX. 1886. pag. 610—612.

<sup>5</sup> Auch bei den Raupen von *Saturnia Pernyi* sind nach GOSSENS beim Ausschlüpfen die zwei ersten Paare der Bauchfüße erst halb so lang wie die folgenden.

minalanhänge bestehen ebenfalls, wie bei den Raupen, aus einem breiten hüftartigen Basalstück und einem Terminalanhänge, der oben scheibenartig abgeflacht ist und sich vor den Scheinfüßen der Raupen besonders durch das Fehlen der Chitinhaken auszeichnet. Auch diese Anhänge sind den Thorakalbeinen durchaus orthostisch und homotop und so entsteht wie bei den Raupen eine Peripatus-ähnliche Leibesform, die scheinbar an primäre Vorfahren erinnert.

Zugleich zwingt aber das Vorkommen dreigliedriger, am Afterstück seitlich eingelenkter Cerci bei der Larve von *Lyda* zu der Annahme, dass die Nachschieber bei den Blattwespenlarven wohl selbständig aus der Umbildung ventraler Hervorragungen der Körperwand entstanden und somit wahrscheinlich auch die Scheinfüße in der Ordnung erworben, nicht erblich überkommen sind. Daraus ergibt sich zugleich die Möglichkeit, die Larve von *Lyda* als ursprünglichste Form der Hymenopterenlarven auf campodeide Entwicklungsstadien zurückzuführen und von ihr aus die Raupeform abzuleiten<sup>1</sup>.

Obwohl bei *Lyda* keine deutlichen Bauchfüße entwickelt sind, so kann man ihnen entsprechende Integumentalerhebungen vielleicht in zwei Querwülsten sehen, welche am achten Segment besonders deutlich sind (wie die Scheinfüße), in der Mitte desselben liegen und sich vor den übrigen Falten durch größere Dicke und Glätte auszeichnen; sie sind am zehnten Segment kaum entwickelt und werden auch vom achten Segment nach vorn zu immer undeutlicher. Wie ich an *L. campestris* beobachtete, dienen diese Schwielen auf glatten Flächen auch in der That zum Kriechen.

Ähnliche Anhänge wie die »Bauchfüße« der Raupe finden sich bei Käferlarven der Familie der Oedemeriden<sup>2</sup> an den vordersten Hinterleibsringen, und zwar nach SCHIÖDTE<sup>3</sup> bei *Nacerdes melanura* am dritten und vierten, bei *Asclera coerulea* am zweiten bis vierten Segment. Sie liegen bei *Asclera* fast in einer Reihe mit den Thorakalfüßen, besitzen eine Art Hüftwulst und zeigen am zugespitzten

<sup>1</sup> Der Umstand, dass die Cerci der Larve von *Lyda* aus mehreren (3. Gliedern zusammengesetzt sind, spricht für die von FR. BRAUER (Systemat.-zool. Studien etc. 1885. pag. 104 [340]) hervorgehobene und durch die Vielzahl der MALPIGHI'schen Gefäße gestützte Verwandtschaft der Hymenopteren mit Orthopteren, die wohl direkt sein dürfte.

<sup>2</sup> CHAPUIS et CANDÈZE, Catal. des larves des Coleoptères. Liège 1853. pag. 18 und 182.

<sup>3</sup> Vgl. SCHIÖDTE, De metam. Eleuth. observ. Tab. XVI. pag. 341 ff. (Naturh. Tidsskr. 3. R. Bd. XII. 1880).



Ende von der Seite gesehen ca. vier Chitinzähnen, auf der Fläche (von unten gesehen) zahlreiche kleine Chitinhöckerchen nahe dem Hinterrande. Ihnen entsprechen aber auch an der Rückenfläche ähnliche, wenn auch flachere, ebenfalls mit Chitinspitzen besetzte paarige Wülste, die sich bei *Asclera* über die ersten sechs, bei *Nacerdes* (nach SCHIÖDTE) über die ersten fünf Körperringe hinter dem Kopf erstrecken. —

Weiter kommen ähnliche »Bauchfüße« an den Larven der Fliegengattung *Eristalis* und verwandter Gattungen, also ebenfalls an sicher wenig ursprünglichen Formen vor.

Von diesen weichen lappenartigen Anhängen verschiedene, den Beinen ebenfalls analoge, zum Theil sogar homostiche, aber nicht homologe Bildungen sind auch die beweglichen starken Borsten, welche an den Abdominalbauchplatten mancher Laufkäfer (*Harpalus*, vorkommen und in der Systematik<sup>1</sup> als »Ambulatorial setae« bezeichnet wurden.

Vielleicht entsprechen dieselben in etwas den Abdominalgriffeln der Thysanuren, denn sie kommen in weiterer Verbreitung, so besonders entwickelt bei Larven aus der Malacodermenfamilie der Lampyriden, vor. Am neunten Segment (größerer südamerikanischer Formen) sind sie meist verkümmert, doch finden sich ihrer vier am achten Bauchschild, und von diesen wiederholen sich die zwei äußersten bis zur zweiten Bauchplatte hinauf. Bei indischen Lycidenlarven (*Lycostomus*) sind sie an denselben Bauchplatten entwickelt, bei *Drilus* und *Telephorus* fehlen sie dagegen.

Auch außerhalb der Bauchfläche, in den Pleuren hinaufgerückt, treten griffelartige Anhänge auf, die mit Beinanlagen in keine Verbindung zu bringen sind. Dahin gehören vor Allem die bekannten kurzen, mit Sinneshaaren besetzten Zapfen, die bei der *Hydrophilus*-larve in den Pleuren der ersten sieben Hinterleibsringe sitzen und mit dem Wachsthum der Larve verkümmern. Ähnliche Zapfen sind bei Wasserkäferlarven weit verbreitet und dienen wohl oft noch besonderen Zwecken: die Larve von *Gyrinus*<sup>2</sup> hat jederseits an den ersten neun Hinterleibsringen einen ähnlichen Anhang<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> LECONTE and HORN, *Classification Coleopt. North.-Amer.* 1883. pag. 20.

<sup>2</sup> Vgl. die trefflichen Abbildungen bei SCHIÖDTE, *De metam. eleuth. observ.* (Kopenhagen). I. 1861.

<sup>3</sup> Hierher gehört auch der pag. 393 erwähnte, scheinbar vom Afterstück aus entstehende weiche, äußerlich geringelte und von einem Muskelstrange durchzogene Endanhang der *Hydrophilus*-larve, welcher, wie der Vergleich mit

Diesen beweglichen Anhängen scheinen bei verwandten Formen unbewegliche Fortsätze genau entsprechen zu können.

Bei der Larve von *Sialis* treten an den ersten sieben Abdominalsegmenten Tracheenkiemen auf, welche zwar vier- bis fünfgliedrig sind und dadurch äußerlich an Beinanhänge erinnern, die aber zugleich durch ihre Lage dicht an den Rückenplatten beweisen, dass sie nur als sekundär den Zwecken larvalen Wasseraufenthaltes dienende Integumentalbildungen aufzufassen sind.

Wie die Kiemenfäden der Larve von *Paraponyx* den Pleuralfäden der *Hydrophilus*larve ähnlich gelegen sind, entsprechen nach HAGEN<sup>1</sup> die Fadenanhänge von *Sialis* Anhängen bei der *Calopterygidengattung* *Euphaea*, die vom zweiten bis achten Segment vorkommen, kegelförmig und 4 mm lang sind. Schon diese stets außerhalb der Beinreihe fallende, aber sonst so durchaus verschiedene die Pleuren oder den Rücken besetzende Vertheilung solcher Anhänge, die zudem bei wasserbewohnenden Larven besonders stark entwickelt sind, ist ein Beweis für ihren geringen morphologischen Werth.

Hierher gehören auch die bekannten, oft mehr als die Antennen entwickelten Anhänge hinter der neunten Rückenplatte vieler Käferlarven, welche besonders bei Adephegen und Clavicorniern ausgebildet erscheinen und noch von SCHIÖDTE als Cerci bezeichnet wurden. Diese Terminalanhänge (wie wir sie nennen wollen, weil sie sich besonders am Körperende entwickeln) kommen unter den Carabiden nach SCHIÖDTE als bewegliche ungegliederte Anhänge bei *Dyschirius*, *Notiophilus*, *Leistus*, *Nebria* und *Panagaeus* vor, finden sich auch bei den meisten Dyticiden (wo sie nur bei den Formen mit verkümmertem neunten Abdominalsegment, wie *Cybister*, und bei *Haliplus* fehlen), und den Gyriniden. Unter den Clavicorniern sind sie bei den Staphyliniden und Silphiden allgemein verbreitet und als oft stark verlängerte, zwei- bis dreigliedrige Anhänge lange bekannt und ebenfalls der weichen Verbindungshaut unter der neunten Rückenplatte eingelenkt; auch bei den Larven der Histeriden sind sie zweigliedrig, während sie den abgeleiteten Palpicorniern mit verkümmertem Körperende meist fehlen.

Diese Terminalanhänge der Käferlarven stellen wohl den Anal-

den Larven der verwandten Gattungen lehrt und wie es SCHIÖDTE l. c. in der Erklärung von Taf. III Fig. 20 bei *Hydrophilus aterrimus* ebenfalls angiebt, dem neunten Hinterleibsringe zugerechnet werden muss und den Pleuralfäden entspricht.

<sup>1</sup> Zoologischer Anzeiger. 1880. pag. 160.

raifen analoge Sinnesapparate dar, welche den Bedürfnissen der mit schwachen Fühlern versehenen, langgestreckten Larve besonders angepasst erscheinen und auch bei den Imagines verloren gehen. Sie sind bei vielen Formen auf festsitzende borstentragende Dorsalplattenfortsätze zurückführbar, die sich mit ihrer apicalen Tastborste erhoben, verlängerten, abschnürten, sekundär oft gliederten, und durch Entwicklung besonderer Hautmuskeln gegen den Körper beweglich wurden.

Analoge Einrichtungen treten unter den entwickelten Käfern auch bei Staphylinen auf, dürfen aber ebenfalls keineswegs als Cerci bezeichnet werden, sondern sind, wie zuerst FR. STEIN<sup>1</sup> erkannte, als besonders stark ausgezogene Pleuralschilde des achten Hinterleibsegmentes anzusehen<sup>2</sup>.

Auch bei den raupenförmigen Larven von *Panorpa* kommen entwickelte Terminalanhänge vor und zwar sitzt je ein Paar derselben am Hinterende der achten und neunten Rückenplatte des Hinterleibes und ein unpaarer Anhang auf der Mitte der zehnten Dorsalplatte.

Um noch die Morphologie der Gonapophysen zu besprechen, so finden wir Vertreter dieser Anhänge nur bei Formen mit endständiger Genitalöffnung, bei Chilopoden und Hexapoden.

Bei den Chilopoden sind sie an dem ausgebildeten Genitalsegmente der Chil. anamorpha deutlich entwickelt und stellen den echten Beinen homologe, aber verkürzte und besonders umgewandelte Anhänge des vorletzten, des Genitalsegmentes, vor. Besonders bei den Weibchen von *Lithobius* in ihrer Einfachheit erhalten, lassen sie sich noch leicht auf Laufbeine zurückführen, welche aus nur drei Gliedern zusammengesetzt sind und noch eine theilweise segmental angeordnete Muskulatur besitzen. Das basale Glied entspricht der Hüfte und läuft am Innenrande in mehrere Sporne aus. Die männlichen Genitalanhänge von *Lithobius* und die weiblichen von *Scutigera* haben schon verschmolzene Hüften; endlich tritt an den männlichen Anhängen von *Scutigera* das Basalglied zurück und bei den

<sup>1</sup> FR. STEIN, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. 1847. pag. 15.

<sup>2</sup> Von diesen in beiden Geschlechtern vorkommenden Pleuralanhängen sind die rein ventralen, wie STEIN nachwies, weit verbreiteten zapfenförmigen Anhänge zu unterscheiden, welche sich nur bei den Weibchen aus der sekundär getheilten Bauchplatte des neunten Abdominalsegmentes abschnüren und als »Genitalpalpen« bezeichnet werden.

kleineren Arten von *Lithobius* verkümmern die Anhänge der Männchen ganz.

Bei den Scolopendriden<sup>1</sup> tragen nur die Männchen der Gattung *Scolopendra* als Rudimente der ursprünglichen Gliedmaßen anzu-sehende, ungegliederte Genitalzapfen. — Von den Geophiliden kommen in beiden Geschlechtern gegliederte Anhänge nur bei der dem Urtypus näher stehenden Gattung *Mecistocephalus* vor; sonst finden sie sich als kurze Anhänge wie bei *Scolopendra* nur bei den Männchen.

Bei *Campodea* kommen keine Gonapophysen vor; die Genitalöffnung ragt am Vorderende des neunten Abdominalsegmentes frei vor und ist in beiden Geschlechtern nach demselben Typus gebaut, so dass wir diese Verhältnisse wohl auch für die Urform der Thysanuren annehmen müssen.

Bei *Japyx* finden sich im männlichen Geschlecht zwei, im weiblichen vier kurze Integumenterhebungen, an die keine Muskeln herantreten und die auch nicht gelenkig eingesenkt sind. Diese »Papillen« sind vielleicht den Gonapophysenanlagen der höheren Thysanuren und Insekten homolog, zugleich scheint es aber bei dem offenbar sekundär in den Leib zurückgetretenen Geschlechtsatrium wahrscheinlich, dass wir diese einfachen Erhebungen eher als Produkte einer Verkümmerng früher ausgebildeterer Anhänge ansehen müssen. Das dem Weibchen eigenthümliche Paar der Apophysen scheint dem achten, das beiden Geschlechtern gemeinsame ist dem neunten Abdominalsegment zuzurechnen.

Bei allen übrigen Gattungen der Thysanuren bildet sich bei den Weibchen aus vier Integumentzapfen eine Legescheide aus. Dieselbe besteht aus den Anhängen des achten Hinterleibssegmentes als den vorderen und unteren und denen des neunten als den hinteren und oberen Scheidenhälften, wozu noch meist eine äußere ventrale Deck-scheide tritt, die von den Bauchplatten des neunten Segmentes gebildet wird.

Auf diese äußeren Gonapophysen von *Machilis* lassen sich die mancher Insekten als homolog zurückführen, wie es auch GRASSI für die genuinen Orthopteren zugab. Bei den meisten der ursprünglichen Insektenformen beträgt die Zahl der Abdominalsegmente, wie schon C. KRAEPELIN hervorhob<sup>2</sup>, zehn, an deren Ende das nicht mehr als Segment zu betrachtende Afterstück sitzt.

<sup>1</sup> E. HAASE, Die Indo-austral. Myriopoden. I. Chilopoden 1887. pag. 12.

<sup>2</sup> C. KRAEPLIN, Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und Entwick-

Am Weibchen von *Blatta* entstehen nun nach HUXLEY<sup>1</sup> die vorderen Gonapophysen am achten, die hinteren gabeligen am neunten Abdominalsegment aus »Papillen, die sich an der Sternalfäche der Larve entwickeln«.

Durch das tiefe Hineintreten der Genitalöffnung in den Leib wird eine sekundäre Verkümmerung der Legescheide der Blattiden bewirkt<sup>2</sup>, zumal sich unter der siebenten Bauchplatte die Marsupialräume ausbilden. Bei der Kopulation sind die Gonapophysen nach MIALL und DENNY passiv und erhoben, um die im neunten Segment gelegene Spermatheca frei zu lassen. — Die Genitalanhänge der Männchen lassen sich auf die der Thysanuren nicht zurückführen, da sie nur eigenthümliche hakenartige Verstärkungen der Chitinwand darstellen, die hauptsächlich zum Erweitern und Sperren der weiblichen Genitaltasche dienen. Dahin gehören auch die von CHOLODKOVSKY l. c. (vgl. seine Tafelerklärung zu Fig. 15) dem zehnten Hinterleibssegment zugeschriebenen Haken.

Gonapophysen, die den frei gelegenen Anhängen der Thysanuren besser entsprechen, finden sich bei den Laubheuschrecken, bei deren Weibchen nach DEWITZ<sup>3</sup> zuerst einfache Fortsätze aus Imaginalscheiben der Bauchfläche des achten und neunten Segmentes entstehen und sich dann von der Scheibe des neunten Hinterleibsringes aus kleine innere Wärzchen bilden, die zu den Hilfsscheiden werden. Eine gleiche Anordnung zeigen auch die kürzeren Gonapophysen der Weibchen von Phasmiden und Odonaten, von Psylliden, und nach JORDAN<sup>4</sup> auch von der Physopodenabtheilung der Terebrantien.

Eben so entsteht der weibliche Legeapparat der Hymenopteren

lung des Stachels der bienenartigen Thiere (Zeitschrift f. wiss. Zool. XXIII. 1873). pag. 320 ff.

<sup>1</sup> TH. H. HUXLEY, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. 1878. pag. 359. Auch BRUNNER v. WATTENWYL bemerkte schon, dass die Legescheide aus Verlängerungen der Sternalhaut entsteht (die morphol. Bedeutung der Segmente etc. bei den Orthopt. 1876). pag. 7.

<sup>2</sup> Dass diese mit Recht als sekundär aufzufassen ist, beweist die interessante Entdeckung von CH. BRONGNIART (Compt. Rend. 1889. Februar. pag. 252), dass die paläozoischen Schaben (Blattinarien und Mylacriden) eine schlanke Legescheide von Hinterleibslänge trugen und somit wohl wie die Phasmiden ihre Eier noch einzeln ablegten, während die recenten Blattiden sie bekanntlich in Pakete vereinigen.

<sup>3</sup> H. DEWITZ, Über Bau und Entwicklung des Stachels etc. (Zeitschrift für wiss. Zoologie. XXV. 1875).

<sup>4</sup> K. JORDAN, Anatomie und Biologie der Physopoden (Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLVII. 1888). pag. 580.

nach KRAEPELIN und DEWITZ aus sechs Papillen, deren zwei sich auf dem achten, vier (ursprünglich zwei) auf dem neunten Abdominalsegment erheben; auch hier bilden sich die seitlichen Scheiden später als die »Rinne« des neunten Segmentes. Was die Muskulatur dieser Anhänge betrifft, so setzen sich nach DEWITZ die Muskeln bei *Apis* »nur an die dem Körper inserirten vorderen Theile des Stachels an, bei *Locusta* treten sie auch in die Legescheidenstücke«: das Gleiche erwähnte ich auch für *Lepisma* beziehentlich *Machilis*.

Aus diesen Ausführungen lässt sich schließen, dass bei den Insekten mit zehngliedrigem Abdomen die Geschlechtsöffnung ursprünglich im Bereiche des neunten Segmentes liegt. Weiter ergibt sich auch, dass die Gonapophysen nicht, wie H. DEWITZ l. c. pag. 198 und HUXLEY l. c. pag. 370 es annehmen, als Homologa der echten Thorakalbeine betrachtet werden dürfen, sondern nur als Integumentalbildungen von etwas höherer Werthigkeit als die Griffel anzusehen sind, die sich allmählich an der Basis abschnürten und in vielen Fällen durchgehende Muskelzüge in sich aufnehmen, ihrer ersten Anlage nach aber doch rein ektodermal sind. Diese Ansicht, welche auch von GRASSI vertreten zu werden scheint, wurde zuerst 1872 von ULJANIN ausgesprochen, der die Entwicklung der Gonapophysen aus subcutanen Imaginalscheiben nachwies.

Unter den europäischen Orthopteren fehlen die Gonapophysen nach FISCHER l. c. nur bei Forficuliden, wo die weibliche Genitaltasche bis unter die siebente Rückenplatte des Abdomens verlängert ist, bei *Gryllotalpa* und bei *Xya*; bei den Weibchen der Acridier treten vier kurze klappenartige Anhänge auf, deren hinteres Paar wie bei den Blattiden, Mantiden etc. gegabelt ist.

Die zapfenförmigen Anhänge am Hinterleibsende der Männchen gewisser Landwanzen, welche nach FIEBER<sup>1</sup> den Griffeln der männlichen Orthopteren entsprechen sollen, sind diesen nicht homolog. Sie bilden sich erst mit der Geschlechtsreife der Männchen aus und stellen solide braune, durch Muskeln bewegliche Chitinhaken dar.

### C. Phylogenetische Schlussfolgerungen.

Die neueren Arbeiten über *Peripatus* und *Limulus* haben es wahrscheinlich gemacht, dass der Typus der Arthropoden zwar als ein Ausläufer des großen Wurmstammes von annelidenähnlichen

<sup>1</sup> F. X. FIEBER, Die europäischen Hemiptera. Wien 1861. pag. 9.

Vorfahren abzuleiten ist, dass er sich aber an seiner Wurzel in zwei große Äste spaltete, deren einer durch die Phyllopoden zu den übrigen Krebsen und durch einen Seitenzweig zu den Arachniden führte, während der andere durch myriopodenähnliche Formen die Hexapoden ergab. Somit ist die Unterklasse der Tracheaten als unnatürlich aufgegeben und sind Crustaceen und Arachniden von vorn herein aus dem Gebiete nachfolgender Erörterungen ausgeschlossen worden, während Peripatus wenigstens in den Bereich der Spekulation gezogen wurde.

Diese aus Myriopoden und Hexapoden gebildete (wie die Malacopoden [Peripatus]), durch den Besitz nur eines Fühlerpaares und ursprünglich ungetheilter Extremitäten gekennzeichnete Arthropodengruppe lässt sich als die der »Antennata«<sup>1</sup> bezeichnen.

Die Entwicklung der Chilop. anamorphe schreitet nach dem Verlassen des Eies in der Weise fort, dass die mit sieben Laufbeinpaaren ausgerüstete Jugendform (Pullus) allmählich durch intercalare Sprossung vor dem schon deutlich vorhandenen Genitalsegment neue Segmente erwirbt; diese bilden sich zuerst ventral aus und entwickeln aus seitlichen Knospen allmählich gegliederte Beine, die also von vorn nach hinten entstehen. So sind die Analbeine, welche am geschlechtsreifen Thier durch ihre Länge auffallen und oft Art- oder Geschlechtskennzeichen tragen, von allen Laufbeinpaaren die jüngsten; nur die ebenfalls einem Beinpaar entsprechenden Genitalanhänge bilden sich erst nach ihnen aus.

Die intercalare Entwicklung von Lithobius scheint der von CLAUS und HATSCHKE als für die Sprossung der Anneliden und Arthropoden typisch angenommenen Vermehrung der Segmente durch direkt terminale Verlängerung des Leibes im Princip zu widersprechen. Da sich mit Sicherheit nachweisen lässt, dass die acht postembryonal zu bildenden Segmente mit ihren Anhängen am Pullus noch nicht derart angelegt sind, dass sie zu ihrer Ausbildung nur einer bloßen Streckung, Füllung und Fortentwicklung bedürften, darf man vielleicht annehmen, dass hier das Endstück ursprünglich wie bei Polygordius aus einer vorderen undifferenzierten Knospungszone und hinterem Afterstück besteht und dass die Geschlechtsöffnung mit ihrem Segment sich sekundär schon zu einer Zeit ausbildet, in der der Embryo noch lange nicht die volle Zahl beintragender Segmente erreicht hat. Auf jeden Fall ist aber diese Knospungsart der Chilo-

<sup>1</sup> Siehe auch A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. II. Abth. pag. 291 und 439 (ausgegeben August 1889).

poden, welche sich modificirt bei den Symphylen wiederfindet, eine so ungewöhnliche, dass man schon desshalb die siebenbeinige Form des Pullus der Lithobiiden als larval ansehen muss.

So empfiehlt es sich vielleicht eher, für die hypothetische Stammform der Chilopoden eine Myriopodenform anzunehmen, die schon circa zwanzig Segmente mit Anhängen (abgesehen vom anhangslosen Endsegment) besaß, wie man es an den erwachsenen Chil. anamorpha findet. Von diesen Segmenten treten die ersten drei, welche die Kiefer tragen und noch deutlich nachweisbar sind, zum Kopf zusammen; von den übrigen achtzehn Rumpfsegmenten trat das erste mit den zu Giftfüßen umgewandelten Beinen an den Kopf heran, während das vorletzte die Genitalöffnung aufnahm und die verkümmern den, spät entstehenden Extremitäten desselben sich zu kurzen Genitalanhängen umwandelten.

Die postembryonale Entwicklung der Chil. epimorpha (Scolopendrid., Geophilid.) besteht nur in einer Ausbildung der Genitalzapfen und anderer Merkmale der Geschlechtsreife, da der Embryo das Ei mit der höchstmöglichen Zahl seiner Ringe und Anhänge verlässt und, von der Mutter beschützt, nur noch ein längeres, zur Ausbildung nothwendiges Ruhestadium durchmacht. Wie ich es schon früher aussprach, halte ich diese Entwicklungsart für sekundär, wenn auch das Verlassen des Eies im Besitz aller Anhänge noch vielleicht den ursprünglichen Zustand der Vorfahren anzeigt. Diese Spekulation ist natürlich nur richtig, so lange die von mir schon 1881<sup>1</sup> vertretene Ansicht, dass die segmentreichen Formen der Chil. epimorpha von Vorläufern der Chil. anamorpha abzuleiten sind, ihre Geltung behält.

Eine ähnliche Entwicklung wie die Chil. anamorpha macht auch Scolopendrella durch, indem sich neue Segmente wie bei Lithobius zuerst ventral und von vorn nach hinten zwischen dem fertigen vorderen und dem (letzten öblomatischen?)<sup>2</sup> Segment, das die langen Sinnesanhänge trägt, einschieben, so dass auch hier das letzte Laufbeinpaar das jüngste und zugleich ebenfalls als Anhang zum vorletzten Segment zu rechnen ist. Die ersten Stadien der dem Ei entschlüpften Scolopendrellen laufen schon wie bei den Chil. anamorpha schnell herum und scheinen noch weniger Beinpaare zu be-

<sup>1</sup> E. HAASE, Beitrag zur Phylogenie und Ontogenie der Chilopoden (Zeitschrift für Entomologie. N. F. Heft 8. Breslau 1881). pag. 108.

<sup>2</sup> Bei Scolopendrella wird wegen der fehlenden terminalen Genitalöffnung die Entscheidung besonders schwierig, ob dies (13.) Rumpfsegment mit den Sinnesanhängen nicht zusammen mit dem terminalen Afterstück nur ein dem Telson gleichwerthiges Körperteil bildet.



sitzen als der Pullus von *Lithobius*. Während ich bei *Scol. immaculata* nie Thierchen mit weniger als acht Beinpaaren fand, erwähnt R. LATZEL<sup>1</sup> in seinem schönen Myriopodenwerk bei *Scol. nivea* Scop. eine Form mit nur sechs Beinpaaren und einem Paar Beinknospen am Ende.

Bei *Lithobius* nimmt die Zahl der Beine in der Weise postembryonal zu, dass man nach dem Stadium mit sieben Beinpaaren zuerst eines mit einem größeren und zwei kleineren hinzutretenden Beinknospen<sup>2</sup>, dann eines mit acht Beinpaaren und zwei kleineren Knospen unterscheiden kann, dem ein weiteres von zehn Beinpaaren mit zwei Knospen und endlich eines von zwölf Beinpaaren mit drei knospenden Lauffußpaaren folgt. So vermehrt sich denn, abgesehen von dem vierzehnbeinigen und dem letzten Stadium<sup>1</sup>, die Zahl der Beine stets um zwei Paare<sup>3</sup>. —

Ähnlich ist auch die Vertheilung der Sprossungsstadien bei *Scutigera*, wo man Formen mit sieben, mit neun, mit elf und mit dreizehn fertigen und jedes Mal zwei knospenden Beinpaaren kennt.

Bei *Scolopendrella* hingegen scheint, wie zuerst J. WOOD-MASON beobachtete<sup>4</sup>, stets nur ein neues Beinpaar nach dem anderen zu entstehen, wenigstens kenne ich nur Formen, die hinter dem letzten fertig gebildeten Paar ein Paar Knospen zeigten, und auch R. LATZEL hat nur solche erwähnt. —

Auch bei *Scolopendrella* haben wir wohl die postembryonale Entwicklung (Anamorphose) als abgeleitet (larval) anzusehen und dürfen somit vielleicht den Vorfahren der Symphylen, wie *Scolopendrella* selbst, drei an das Frontalstück herantretende Kiefersegmente und dreizehn selbständige Rumpfsegmente zuschreiben, deren letztes seine Anhänge in Sinnesorgane umbildete; dann beträgt die Zahl der Abdominalsegmente bei *Scolopendrella* wie bei den Thysanuren und den primitiven Insekten mit Ausschluss des Afterstückes zehn.

<sup>1</sup> R. LATZEL, Die Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie. II. 1884. pag. 14.

<sup>2</sup> Diese oberflächlich als »Beinknospen« erscheinenden Anhänge sind in der That schon das fertige Endglied der bei der nächsten Häutung frei werdenden ausgebildeten Beine; hinter ihnen liegen die Anlagen der im nächsten Stadium auftretenden »Knospen« als von außen nicht erkennbare, nach innen konvergierende, zugespitzte Erhebungen.

<sup>3</sup> Auch an der Form mit zehn fertigen und zwei »knospenden« Beinpaaren liegen hinter letzteren nur erst zwei echte Knospenanlagen.

<sup>4</sup> J. WOOD-MASON, Notes on the structure etc. of *Scolopendrella* (Ann. and Mag. Nat. Hist. 5. ser. XII. 1883). pag. 63.

Um noch kurz die Diplopoden zu berühren, so ist die Zahl der Beinpaare, denen die der Bauchganglien ungefähr entspricht, bei *Polyxenus* wie bei *Scolopendrella* 13, bei *Glomeris* 17—19, bei *Polydesmiden* 29—31 und bei *Chordenmiden* mindestens 45; bei *Lysiopetaliden*, *Juliden* und *Polyzoniden* scheint sie stets noch höher zu sein.

Für eine besonders nahe Verwandtschaft der *Pselaphognathen* (*Polyxenus*) mit den *Symphylen* spricht außer der gleichen Zahl (12) der Rumpfganglien auch die postembryonale Entwicklung. Nach den Beobachtungen von FABRE, BODE und LATZEL<sup>1</sup>, die ich nur bestätigen konnte, verlässt *Polyxenus* wie alle übrigen Diplopoden das Ei als sechsbeiniger Embryo und erwirbt in jedem der ersten drei folgenden Stadien je ein, in den späteren jedes Mal zwei und nur im letzten wieder ein Beinpaar hinzu. Daraus folgt, dass erst der fünfte bis achte Gürtel (*Cingulum*) von *Polyxenus* als Doppel-segmente aufzufassen sind.

Ist somit durch *Polyxenus* die neuerdings besonders von J. PACKARD bestrittene Verwandtschaft der *Symphylen* mit den Diplopoden unzweifelhaft erwiesen, so scheint doch durch B. GRASSI's Bestätigung der schon von J. RYDER<sup>2</sup> gemachten Entdeckung, dass die Genitalien bei *Scolopendrella* ähnlich wie bei allen Diplopoden zwischen dem dritten und vierten Beinpaar ausmünden, zwischen den *Symphylen* und zwischen den *Chilopoden* und *Insekten* mit hinterer Geschlechtsöffnung eine unüberbrückbare Kluft zu bestehen, zumal den Reproduktionsorganen mit Recht für die Erkenntnis der Verwandtschaftsbeziehungen der *Arthropoden* die größte Bedeutung zugeschrieben wird.

Bisher ist weder bei *Chilopoden* und *Insekten* ein Anzeichen gefunden worden, dass sie einmal eine Geschlechtsöffnung am Vorderende des Körpers besaßen, noch hat man bei Diplopoden Reste terminaler Genitalausführungsgänge erkannt. Zwar suchte B. GRASSI<sup>3</sup> für das Vorkommen solcher vorderen primitiven Geschlechtsöffnung bei den *Insekten* »die verschiedene Behaarung der ersten Bauchplatte in beiden Geschlechtern« von *Campodea* anzuführen, doch hat solch

<sup>1</sup> R. LATZEL, Die Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie. II. 1884. pag. 73.

<sup>2</sup> J. RYDER, The structure, affinities and species of *Scolopendrella* (Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1881). pag. 82 [vorher in »*Scolopendrella* as the type of a new order of Articulates (*Symphyla*)«. (Amer. Naturalist. XIV. 1880)].

<sup>3</sup> Zuletzt in Anat. comp. dei Tisanuri (1888). pag. 34.

sekundär-sexueller Charakter, der an jedem Punkte des Körpers auftreten kann, noch weniger Bedeutung als die ganz sicher Neubildungen darstellenden Samentüberträger am Vorderrande des Abdomens der Libellenmännchen. Scheinbar findet sich aber, wie mit Vorsicht angedeutet wird, bei *Scolopendrella* eine Besonderheit am Präanalsegment, die an die Gonapophysen der Thysanuren erinnert, nämlich die auffallend starke Entwicklung eines inneren Anhangspaares bei jungen Thieren, das vielleicht den Coxalgriffeln nicht homolog ist.

B. GRASSI<sup>1</sup> hat die Verschiedenheit der Lage der Genitalöffnungen damit zu erklären gesucht, dass er den Vorfahren der Arthropoden aus Segmentalorganen umgewandelte Genitalausführgänge zuschrieb, die ursprünglich auf mehrere Segmente vertheilt waren, sich aber später bis auf das vordere und hintere Paar schlossen.

Nun findet sich bei denjenigen Insekten, die wir für die einfachsten und ältesten ansehen müssen, so den meisten Orthopteren, die Geschlechtsöffnung am neunten Abdominalringe, kann sich jedoch von diesem bei nahe verwandten Formen sekundär nach vorn verschieben; ferner kann bei weniger primitiven Ordnungen, so bei Schmetterlingen, die Begattungsöffnung in einem besonderen Segment, dem neunten, vor der Legeöffnung liegen. Zwar lässt diese Unbeständigkeit der Lage der Genitalöffnungen die Deutung zu, dass die Ausführgänge sich in jeder Ordnung oder sogar Familie einzeln aus einem besonderen Paar der Segmentalorgane entwickelt haben, jedoch scheint es natürlicher, für alle Insekten eine Urform mit zehngliedrigem Hinterleibe<sup>2</sup> anzunehmen, deren Genitalien sich im Bereiche des neunten Segmentes öffneten.

Ähnlich wäre auch für Symphylen und die ihnen nahe verwandten Diplopoden eine vielleicht durch das Mittel einer vorderen Kopulationsöffnung entstandene, schließlich vollkommene Verlegung der Genitalöffnung nach vorn anzunehmen, die ganz plötzlich eingetreten sein kann. Denn die Verwandtschaft von *Scolopendrella* mit Chilopoden und besonders mit Thysanuren ist doch zu vielseitig ausgedrückt, um nicht zur Annahme gemeinsamer Vorfahren zu nöthigen.

Somit dürfen wir vielleicht als Vorfahren der Myriopoden eine Arthropodenform annehmen, welche sich von *Peripatus* durch mehrere Punkte unterschied, die größtentheils auf eine Höherentwicklung der Organisation der Malacopoden, wie BLAINVILLE diese interessante

<sup>1</sup> B. GRASSI, *Anat. comp. dei Tisanuri* (1886), pag. 34.

<sup>2</sup> Hierzu tritt noch als elfter Ring das Afterstück.

Arthropodenordnung bezeichnete, zurückzuführen sind. Der Leib bestand wohl aus ungefähr eben so viel Segmenten wie bei Scolopendrella und Polyxenus, und von den Ventralanhängen traten die ersten drei Paare hinter den einfachen Tentakeln als Kiefer an den Kopf heran. Eben so waren die Beine schon deutlich fünfgliedrig und am Ende mit zwei gleichmäßigen Krallen besetzt, wie wir sie bei Peripatus, Scolopendrella, den Thysanuren, vielen homomorphen Insekten in allen Ständen und bei Imagines der Heteromorphen antreffen. Die Genitalöffnung war noch doppelt und befand sich im letzten oder vorletzten Segment (nach GRASSI zugleich hinter dem dritten Beinpaar). In den Hüften der Beine lag eine ein gespinnt- oder leimartiges Sekret bildende Drüse; die Stigmata waren regelmäßig auf jedes Segment paarweise vertheilt und fanden sich wohl auch noch an den Segmenten des Kopfes theilweise erhalten. Als Ausstülpungen des Enddarmes bildeten sich einzelne (zwei?) MALPIGHI'sche Gefäße aus, wie wir es noch bei Scolopendrella, den meisten Chilopoden und einigen Chilognathen antreffen. Die Segmentalorgane als solche waren bis auf die zwei zu Speicheldrüsen und Genitalausführgängen umgewandelten Paare verschwunden. Der Gliederung des Leibes in dorsal weniger bestimmte gleichartige Segmente folgte auch die Muskulatur, das Nervensystem und die Kammerung des langgestreckten Rückengefäßes.

Von dieser oder mehreren ähnlichen Formen leiteten sich selbständig die Chilopoden, die Symphylen und Diplopoden und die Vorfahren der Hexapoden ab. So nahe die Chilopoden auch den Hexapoden und besonders ihren Larven stehen, so weisen sie doch in der Heranziehung des ersten Beinpaares an den Kopf, in der meist asymmetrischen Entwicklung ihrer Genitaldrüsen, in ihren Abdominalbeinen, in der ausgesprochenen Tendenz zur Vielgliedrigkeit des Hinterleibes Unterschiede auf, obwohl sie mit den Larven heteromorpher Insekten die Bewaffnung der Beine mit einer Kralle und mit den Imagines überhaupt die dorsale Lage der Genitaldrüsen theilen.

Erst nach genauer Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Scolopendrella wird es möglich sein, zu entscheiden, ob Symphylen und Diplopoden nicht vielleicht eines Ursprunges sind, sicher sind sie mit einander vor allen Abtheilungen der Arthropoden am nächsten verwandt.

Von dem Protodiplopodenstamm sind wohl auch die Pauropoden durch theilweise Rückbildung abzuleiten, wofür eben so die Zahl

ihrer Beinpaare als die Verkümmernng ihrer Mundtheile, das Fehlen der Augen, der Athmungsorgane etc. spricht. Auch die Entwicklung der Pauropoden erinnert wie die Lage der Geschlechtsöffnungen an die Verhältnisse von *Polyxenus* und *Scolopendrella*.

Die Mundtheile von *Scolopendrella* sind denen von *Campodea* sehr ähnlich und bestehen deutlich aus drei Gliedmaßenpaaren, von denen das letzte allerdings plattenartig verkümmert ist, während das erste Maxillenpaar noch typisch ausgebildete Laden trägt. Durch engere Verschmelzung der beiden Maxillenpaare entsteht das Gnathochilarium der Chilognathen, das mit den Mundtheilen der Symphylen so genau übereinstimmt, dass allen Myriopoden drei Paar Mundanhänge zuzuschreiben sind. Allerdings ist die Verschmelzung der Maxillenpaare bei den Chilognathen eine so innige, dass sie schon am Embryo an einem Segment aufzutreten scheinen. Hierauf stützte sich denn auch die neuerdings allgemein angenommene, erst von GRASSI und mir wieder zurückgewiesene Annahme<sup>1</sup>, dass die Diplopoden nur zwei Paar Mundgliedmaßen wie die Arachniden (und *Peripatus*) besäßen.

Die Beine der Myriopoden sind denen von *Peripatus* wohl homolog und wie diese auf eine Modifikation der Parapodien annelidenartiger Vorfahren zurückzuführen. Ihrer embryonalen Entwicklung nach treten sie wie die Insektenbeine als seitliche Knospen der Leibeswand auf, an deren Bildung von Anfang an Mesodermelemente Theil zu nehmen scheinen. Wie bei *Peripatus* sind auch bei *Scolopendrella* die Beine eines Paares noch durch weiten Zwischenraum getrennt und mit den benachbarten Paaren durch gleichmäßige Ventralhaut verbunden.

Mit der zunehmenden Härte des Chitinskelets, mit der steigenden Verschiebbarkeit der Hartplatten gegen einander und der durch die schärfere Segmentbildung ausgesprochenen Metamerie der Haut-

---

<sup>1</sup> Diese Annahme wurde von SCHIMKEWITSCH (Ann. sc. nat. 1884; zur Begründung einer eigenartigen phylogenetischen Anschauung über die Descendenz der Arthropoden angewandt, indem er von Formen, welchen er zwei Kieferpaare und nahe Verwandtschaft mit *Pauropus* und (!) *Peripatus* zuschrieb, die Chilognathen, dann durch Verlust der Antennen und Abdominalbeine die Arachniden und endlich als dritte Abtheilung mit drei Paar Mundanhängen die Chilopoden, Thysanuren (mit *Scolopendrella* und den Collembolen!) und die Insekten entstehen ließ.

Schon GRASSI wies diese nach ihm (Anat. comp. 1888. pag. 56; auch in den mir unzugänglichen Archives slaves de Biologie, 1886, publicirten Anschauungen treffend zurück.

muskeln treten bei Chilopoden in dieser weichen Bauchhaut segmentale unpaare Bauchschilde (Scuta) auf. Bei den kürzeren und ursprünglichen Formen der Chilopoden noch wenig entwickelt, bilden sich die Bauchschilde mit der zunehmenden Segmentzahl allmählich aus und erreichen endlich bei den gliederreichsten Geophiliden den höchsten Grad der Breitenentwicklung eben so wie der Differenzierung.

Bei den Diplopoden treten erst unter den kalkpanzerigen Chilognathen zwischen den stärker als bei Scolopendrella gegen die Mitte zusammenrückenden Beinen wetzsteinförmige Bauchschilde auf, die entweder frei (Isobates, Glomeris, Chordeumiden, Polyzoniden) oder sekundär mit den Pleuren zu einer Bauchspange verschmolzen sind (Polydesmiden, die meisten Juliden).

Von einer nunmehr wohl ausgestorbenen Abtheilung der Myriopoden, die sich von den Symphylen durch Augen, den Besitz von je einem Stigmenpaar an allen Segmenten des Körpers und hauptsächlich die hinten ausmündende Geschlechtsöffnung unterschied, sind die Thysanuren abzuleiten. Damit erlitten die Abdominalgliedermaßen eine allmähliche Reduktion, indem sie, wie dies in der Entwicklung der flügeltragenden Insekten noch angedeutet ist, zuerst am Hinterleibsende verschwanden, während sie an der Abdominalbasis längere Zeit erhalten blieben. Sichere Rudimente des ersten abdominalen Beinpaares bestehen, so viel nachgewiesen, an reifen Thieren nur noch bei Campodea, wo sie in der Form den Embryonalknospen dieser Anhänge gleichen und eine deutliche Gliederung zeigen. Auch Japyx scheint noch Rudimente des ersten abdominalen Beinpaares zu besitzen, wenigstens deuten darauf die seitlichen flachen Wölbungen der Ventralfläche hin, gegen die sich der mediane Bauchschild deutlich abhebt. Diese paarigen Anlagen der Extremitäten des Hinterleibes scheinen nun von vorn nach hinten immer enger mit den Medianschilden zu Bauchplatten zu verschmelzen, womit zugleich die duplicaturenartige Ausbildung der letzteren abnimmt.

Noch deutlicher als bei Japyx zeigt, wenn gleich sie durch das starke Übergreifen der Dorsalschilder und die Unterdrückung der Pleuralflächen in gewisser Weise beeinflusst erscheint, die Bauchseite von Machilis, dass die Vorfahren der Thysanuren einst pleopod waren.. Wie zuerst J. WOOD-MASON<sup>1</sup> hervorhob, treten »echte

<sup>1</sup> J. WOOD-MASON, Entomol. Notes (Trans. ent. Soc. 1879). pag. 156 u. 155.

Bauchschilder bei *Machilis* nur am Vorderrande der Abdominalsegmente als hinten dreieckig vorspringende unpaare Platten auf: somit bezeichnete er die paarigen, tief einspringenden Theile der Bauchdecke, an welchen die bein- und die blasenartigen Anhänge sitzen, geradezu als die erhaltenen »Hüften« der rudimentären Beine. —

Bisher hat nur B. GRASSI<sup>1</sup> Bedenken gegen diese Deutung geäußert, die sich besonders auf die vergleichende Morphologie des Hautskelets stützen.

Sein Einwand, dass ähnliche Verhältnisse wie in dem vorn zwischen die zweitheiligen Platten eingeschobenen dreieckigen Schilde auch in der Y-förmigen Chitinsehne von *Japyx* gegeben seien, die doch an den beintragenden Thorakalsegmenten läge, ist damit zurückzuweisen, dass beide Bildungen keineswegs als homolog betrachtet werden dürfen. Bei *Japyx* liegen schief nach innen und hinten verlaufende, auf Muskeln zurückzuführende Chitinsehn vor, die nach dem Zusammentreffen mit einander noch eine Strecke vereint in das folgende Segment eintreten, unter den Bauchplatten liegen und zum Muskelansatz dienen, wie ich bei *J. gigas* erkannte. Die dreieckigen Bauchschilde von *Machilis* hingegen finden sich ausgebildet nur an den Abdominalsegmenten und sind unzweifelhaft freie Theile der Ventralhaut<sup>2</sup>. Meiner Ansicht nach, die sich bei unserer vollkommenen Unkenntnis selbst postembryonaler Entwicklungsstadien dieser interessanten Gattung auf das allerdings zweifelhafte Ergebnis einer Untersuchung des Hautskelets und seiner Muskulatur stützt, liegt die Wahrheit vielleicht zwischen beiden extremen Auffassungen.

Wie sich aus einer Vergleichung der auf einander folgenden Thorakalsegmente ergibt, lassen sich die dreieckigen Ventralschilde am Vorderrande der Abdominalringe eher auf bloße Intersegmentalschilde zurückführen, wie sie vor und hinter den echten Sternal Schilden vorkommen. Dann wären ihre sie von den bilateralen Bauchplatten trennenden »Furchen« nur Gelenkungsfalten, was auch aus dem schwielenartigen und allmählich flach verstreichenden Rande der Berührungsstellen geschlossen werden darf. In diesem Falle wäre der mediane Abdominalschild selbst unterdrückt worden, denn dass er vorhanden war, wird durch die verkümmerten geraden Längsmuskeln am Innenrande der paarigen Bauchplatten bewiesen, die denen von *Campodea* entsprechen<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> B. GRASSI, Contrib. allo stud. etc. del gen. *Machilis* (1886). pag. 22.

<sup>2</sup> Vgl. Fig. 3 *ap.* und Fig. 11 *m. yps.* mit Fig. 24 *Sc. int.*

<sup>3</sup> Vgl. Fig. 11 *m. long. ventr.* mit Fig. 12 *m. long. ventr.*

So wären denn die Platten von Machilis, an denen die Ventral-säcke und Griffel sitzen, wiederum als Produkt der Verschmelzung von Beinrudiment und Bauchhaut anzusehen, bei dem durch den tiefen Medianspalt eine Symmetrie, welche auf die paarigen Beinanhänge hinweist, sekundär hervortrat. An den letzten Bauchsegmenten treten die Plattenhälften beweglich und weit aus einander, was wahrscheinlich durch die starke Entwicklung der äußeren Genitalanhänge bedingt wurde.

Bei den übrigen von mir untersuchten Thysanuren finden sich nur einfache ungetheilte Bauchplatten von oft bedeutender Wandstärke und sind keine Reste von Beinrudimenten nachzuweisen.

Aus diesen Ansichten über die allmähliche Reduktion der Abdominalbeine erhellt auch, dass die beweglichen Griffel nicht als Rudimente von Beinen, sondern nur als diesen analoge, aber nicht einmal homostiche Neubildungen anzusehen sind, die wohl auf besondere Entwicklung paariger Hinterrandsborsten auf den noch deutlich vorspringenden Extremitätenresten zurückzuführen wären. In diesem Falle, für den die postembryonale Entwicklung von *Thermophila* spricht, wäre auch die an die Abdominalgriffel herantretende Muskulatur nicht als von den ursprünglichen Extremitäten ererbt anzusehen, zumal mit der Rückbildung eines Anhanges die Muskeln eher zu schwinden pflegen als die äußere Duplikatur selbst, sondern ebenfalls als eine Neubildung oder als besondere Ausbildung von Borstenmuskeln zu betrachten. Ihre höhere Ausbildung erhielten die Bauchgriffel also erst allmählich, und zwar schritt dieselbe von hinten nach vorn vor.

Es ist wahrscheinlich, dass die erste Funktion der Abdominalgriffel rein sensorisch war und ihre lokomotorische sich erst mit der Ausbildung eigener Muskeln entwickelte. Die spätere Rückbildung der Abdominalgriffel scheint vor Allem mit dem frühen und vollkommenen Schwund der Abdominalbeinreste, mit der Konzentration und Reduktion der Abdominalsegmente, dem Verlassen der rein terrestrischen Lebensweise und damit endlich mit der höheren Ausbildung des Insektentypus, der Erwerbung der Flugfähigkeit, zusammenzuhängen.

---

Von den Thysanuren sind die Collembolen wohl direkt abzuleiten und zwar vielleicht von *Campodea*-ähnlichen Vorfahren, denen sie durch ihre Mundtheile und die unbewaffnete Genitalöffnung nahe



stehen. Diese Protocollembola müssen aber noch Augen und mindestens prothorakale Stigmen besessen haben, da sich letztere noch bei *Smynthurus* vorfinden.

Als Vorfahren aller geflügelten Insekten möchte ich eine Form ansehen, die zugleich der Vorläufer der Thysanuren war und vielleicht P. MAYER's Archentomon entspricht. Zwar haben FR. MEINERT und NASSONOW versucht, die bisher noch unsicheren Vorfahren der Hemipteren direkt auf Campodeen- oder gar Collembolenartige Vorläufer zurückzuführen, doch halte ich, wie erwähnt, selbst die Mundtheile dieser Synapteren erst für sekundär rückgebildet und möchte die Hemipteren lieber von Formen ableiten, welche sich von dem Stamm der Orthopteren<sup>1</sup> schon weit entfernt haben und vielleicht den Vorfahren der Neuropteren näher standen; eben so wie die Verwandlung der Hemipteren eine fast ursprüngliche zu sein scheint, ist der Mangel der Analraife als sekundär anzusehen. Vor Allem darf man die einheitliche Abstammung aller Pterygota (= Metentoma GRASSI) besonders wegen des gemeinsamen Besitzes der Flügel annehmen, die nur in Folge sekundärer Verkümmierung fehlen.

Die Aufschlüsse, welche uns die Entwicklungsgeschichte der Insekten über die Vorfahren derselben gegeben hat, weisen großentheils auf eine ursprünglich myriopodenartige Form mit vielen beinartigen Abdominalanhängen hin. —

So beschrieb A. KOWALEVSKY<sup>2</sup> in seiner ausgezeichneten Arbeit über die Entwicklung von *Hydrophilus* an den Embryonen dieses Wasserkäfers zwei primitive Segmentfortsätze an den zwei ersten Hinterleibsringen, welche nach Art und Zeit ihrer Entstehung den Thorakalgliedmaßen vollkommen homolog seien und von denen das letzte Paar zuerst verschwände. Diese Angaben erweiterte K. HEIDER<sup>3</sup> dahin, dass man »zu einer gewissen Entwicklungsperiode an sämtlichen Hinterleibsringen Anlagen von Extremitäten-Rudimenten erkennen könne«.

1877 beobachtete V. GRABER<sup>4</sup> am Embryo der Fangheuschrecke,

<sup>1</sup> Die embryonalen Rückenstinkdrüsen der Wanzen (vgl. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. X. 1876. pag. 195) erinnern etwas an die Stinkdrüsen der Schaben.

<sup>2</sup> A. KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden (Mém. de l'Acad. Imp. St. Pétersbourg 1871). pag. 35 ff.

<sup>3</sup> K. HEIDER, Über die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus piceus* (Abhandl. der k. preuß. Akad. der Wiss. Berlin 1886). pag. 42.

<sup>4</sup> V. GRABER, Die Insekten. 1877. I. pag. 6. Fig. 1. Vgl. dazu Morph. Jahrbuch. XIII. 1888. Taf. XXV Fig. 18.

*Mantis religiosa*, das Vorkommen von Gliedmaßenrudimenten am ersten und zweiten Abdominalsegment. —

Weiter stellte H. AYERS<sup>1</sup> bei einer amerikanischen Grille, *Oecanthus niveus*, fest, dass bald nach der Gliederung des Keimstreifes auch am Hinterleibe eine unbestimmte Zahl paariger Höcker entsteht, die der ersten Anlage der echten Thorakalbeine entsprechen. —

Ähnlich fand W. PATTEN<sup>2</sup> am Embryo von *Neophylax concinnus* Abdominalanhänge, die von der Mitte des Keimstreifes abgerichtet seien, während die Thorakalbeine nach ihr konvergirten, an den ersten drei Hinterleibsringen. — Weiter entdeckte er an frühen Stadien der Embryonen von *Phyllodromia germanica* (l. c. pag. 596) »a number of abdominal appendages«, die aber mit Ausnahme des ersten Paares schnell verschwanden.

Eben so stellte V. GRABER<sup>3</sup> am Embryo des Maikäfers fest, dass die Anhänge des ersten Hinterleibssegmentes »den Brustbeinen vollkommen homolog sind«, wie sich besonders aus ihrer Lage zu den Stigmen ergibt; die Ansatzstelle der abdominalen Anhänge liegt nach GRABER der Medianlinie näher als die der thorakalen, was er aber mit Recht »kein Homologisirungshindernis« nennt, sondern aus der von vorn nach hinten abnehmenden Breite des Keimstreifes erklärt<sup>4</sup>. Endlich stellte CHOLODKOVSKY l. c. vor Kurzem fest, dass bei den Embryonen von *Phyllodromia* zahlreiche Abdominalanhänge auftreten.

Erst V. GRABER<sup>5</sup> warf die Frage auf, ob in der That diese Abdominalanhänge bei den verschiedenen Insektenformen einander und weiter den Thorakalbeinen homolog seien und unterschied nach dem Orte ihres Ursprunges an den Segmenten solche, welche endständig, solche, welche mittelständig, und solche, welche seitenständig gebildet sind.

Nach den Ergebnissen unserer morphologischen Untersuchung der Thysanuren muss man mindestens unterscheiden, ob die Anhänge orthostich sind, d. h. in der Verlängerung der Thorakalbeine liegen,

<sup>1</sup> H. AYERS, On the development of *Oecanthus niveus* etc. (Mem. of the Boston Soc. of nat. hist. Vol. III. 1884).

<sup>2</sup> W. PATTEN, The development of Phryganids with a preliminary note on the development of *Blatta germanica* (Quarterly Journ. Microsc. Sc. XXIV. 1884). pag. 578. Taf. XXXVI A. 11.

<sup>3</sup> V. GRABER, Über Polypodie etc. (1888). pag. 596.

<sup>4</sup> Die einander widerstreitenden Angaben von BÜTSCHLI und GRASSI über die Entwicklung der Abdominalbeine bei der Biene seien hier nur erwähnt, da sie noch der Nachprüfung zu bedürfen scheinen.

<sup>5</sup> V. GRABER, Über Polypodie etc. (1888). pag. 611.

wie bei *Campodea* das rudimentäre Beinpaar, ob sie außerhalb (ektostich) derselben liegen wie die Griffel (Styli), oder innerhalb derselben (entostich), wie die Gonapophysen. So ergibt es sich z. B. aus der vergleichenden Betrachtung, dass man die Styli des neunten Hinterleibssegmentes von *Blatta* nicht als Rudimente von Beinen, sondern als Reste von Griffeln ansehen muss.

In der That scheinen die Abdominalanhänge nur bei wenigen Formen den Thorakalbeinen streng homolog, d. h. gleichgebildet und gleichgelegen, zu sein. Nach den Abbildungen zu schließen, darf man für die Abdominalbeine am Embryo von *Mantis*, *Phyllodromia*, *Oecanthus*, *Hydrophilus* und *Melolontha* diese Homologie unbedingt zugestehen.

Andeutungen bilateraler Integumentverdickungen, wie wir sie am ersten Abdominalsegment von *Japyx* trafen und auf Rudimente mit dem Medianschilde verschmolzener Beinanlagen zurückführten, scheinen hauptsächlich noch bei Schaben vorzukommen. So lassen sich auch bei *Phyllodromia germanica* noch Reste der Zusammensetzung der Bauchplatten aus mehreren Stücken nachweisen. Während am ersten Abdominalsegment nur ein mittleres rundliches Bauchschildchen auftritt, das dem der Chilopoden etc. entspricht, finden sich am zweiten Segment drei behaarte Platten, deren mittlere, höher gelegene dem medianen Bauchschilde, deren seitliche aber einer Verschmelzung aus den Beinrudimenten mit dem Ventralintegument entsprechen und so an die paarigen Bauchplatten von *Machilis* erinnern. An der präparierten Bauchfläche eines fast reifen Embryo lässt sich diese Zusammensetzung deutlich noch bis zum siebenten, weniger deutlich bis zum neunten Abdominalsegment verfolgen. An erwachsenen Stücken hingegen bilden die drei Schilde vom dritten Segment an eine solide Bauchplatte, welche von einer aus Querrunzeln entstandenen feinen Querleiste durchzogen wird; nur am zweiten Abdominalsegment erhält sich die Dreitheiligkeit dauernd<sup>1</sup>. — Andeutungen einer ähnlichen Zusammensetzung lassen sich auch an der zweiten Abdominalbauchplatte von *Blabera* und *Periplaneta* auffinden.

So lassen sich denn auch am vollkommenen Insekt die Reste einer früheren von myriopodenartigen Vorfahren ererbten Polypodie nachweisen, während zugleich das Vorkommen von Abdominalgriffeln

<sup>1</sup> Vgl. E. HAASE, Die Zusammensetzung des Körpers der Schaben. (Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1889). pag. 128—136. Mit Fig.

am neunten Hinterleibssegmente zeigt, dass die Vorfahren der Pterygoten zugleich den Thysanuren nahe standen, vor denen sie sich als Protentoma besonders durch den Besitz dorsaler Hautduplikaturen an den zwei letzten Thorakalsegmenten auszeichneten, die sich zu den verschiedenen und zugleich so charakteristischen Flügelformen entwickelten, während sich mit der Umgestaltung der Mundtheile, der Thorakalbeine und Rumpfsegmente die jetzt so scharf begrenzten Abtheilungen ausbildeten, deren zu Anpassungen tief eingreifender Art gezwungene Jugendformen nur zerstreute Spuren ihrer Vorgeschichte zu bewahren vermochten.

### Zusammenfassung.

1) Die Ventralsäckchen von Scolopendrella sind vom 3.—11. Rumpfsegment entwickelt und als coxal zu bezeichnen. Durch Blutfüllung ausgestülpt, werden sie durch einen besonderen Muskel eingezogen; ihre Cuticula ist glatt, ohne deutliche Poren, die Kerne ihrer Matrix sind sehr groß; die Verbindung mit der Leibeshöhle ist nicht besonders ausgebildet.

2) Unter den Diplopoden kommen Hüftsäckchen ähnlichen Baues, mit einfacherer Matrix und entwickelteren Rückziehern, in beiden Geschlechtern vom dritten Beinpaar an bei Lysiopetalum, Polyzonium, Siphonophora vor.

3) Bei Chordeumiden sitzen dieselben nur in geringer Zahl hinter den Copulationsfüßen der Männchen und dienen als Samenbehälter.

4) Bei Campodea kommen paarige, denen von Scolopendrella sehr ähnliche Ventralsäckchen am Hinterrande der 2.—7. Bauchplatte des Abdomens vor; sie werden von Muskeln und einem bindegewebigen Strange durchlaufen. Der Cuticula fehlen deutliche Poren; die Matrixschicht ist mit wenigen Riesenkernen versehen. Am Hinterrande des achten Abdominalsegmentes liegen zwei geringer ausgebildete Säckchen vor der Genitalöffnung.

5) Japyx solifugus besitzt am Hinterrande der ersten Bauchplatte des Abdomens mit Drüsenhaaren besetzte Säckchen; bei J. gigas zerfallen dieselben in mehrere Partien, von denen eine sich an der zweiten Bauchplatte als Abdominalsäckchen wiederfindet, wie solche, von ähnlichem Bau wie bei Campodea, bei J. Isabellae häufiger vorkommen.

6) Bei Machilis liegt am Hinterrande der paarigen Ventraldupli-

katuren des 1.—7. Segmentes ein resp. zwei Paar von Abdominalsäckchen mit stark entwickelter Muskulatur und anscheinend nicht poröser Cuticula, deren Matrixbelag an der Dorsalseite ein drüsiges Epithel mit Plasmastreifung bildet.

7) Der Ventraltubus der Collembola am ersten Abdominalsegment besitzt ebenfalls entwickelte Rückziehmuskeln, einen durchgehenden bindegewebigen Strang, im Inneren einzelne mit deutlichen Poren ausmündende, ein Sekret aussondernde Drüsenzellen, und tritt durch Einstürmen von Blut hervor.

8) Nach Beobachtungen an lebenden Stücken von Machilis und Poduren treten die Abdominalsäcke nur bei vollkommener Ruhe des Thieres und in feuchtwarmer Luft hervor; bei Poduren ließ sich unter dem Mikroskop eine bedeutende und schnelle Durchströmung des ausgestreckten Ventraltubus durch Blutflüssigkeit, in der Richtung nach dem Vorderende des Körpers zu, verfolgen.

9) Beobachtungen über das Kriechen der Poduren an Glaswänden zeigen, dass der Ventraltubus dabei oft unthätig ist, wie die Abdominalsäckchen in gleichem Falle stets bei Machilis.

10) Die Beziehungen der Ausbildung des Tracheensystems zu der der Ventralsäckchen ergeben ebenfalls, dass letztere eine respiratorische Funktion haben und als Blutkiemen anzusehen sind; die Luftröhren fehlen bei den meisten Poduriden, sind verkümmert und öffnen sich durch ein Stigmenpaar bei Smynturus und Scolopendrella, durch drei bei Campodea; das Tracheensystem ist in Rückbildung begriffen bei Lysiopetalum, Polyzonium, und außerdem erst wenig entwickelt bei Machilis; mit der Ausbildung der gemeinsamen Längsstämme erfolgt die Rückbildung der Ventralsäckchen.

11) In den Abdominalsäckchen ließ sich kein Harnstoff nachweisen.

12) Die Stigmata von Campodea gehören zum 2.—4. Rumpfsegment; die von Japyx gigas vertheilen sich auf die drei Thorakal- und die ersten acht Abdominalsegmente, während GRASSI bei J. solifugus das Vorkommen von vier Stigmenpaaren am Thorax angegeben hatte.

13) Die Ausbildung der Abdominalsäckchen wird außer durch die Verkümmern der Tracheen auch durch die Höhe des Stoffwechselbedürfnisses bedingt.

14) Vielleicht dienen die beiden Geschlechtern gemeinsamen Coxalsäcke der Diplopoden noch nebenbei als Haftorgane bei der Copulation.

15) Zu den sekundären Blutkiemen gehören wohl auch die aus dem ersten Abdominalbeinpaar entstehenden hinfälligen Blasenanhänge von *Gryllotalpa*, *Melolontha* etc., die in ihrem Bau durchaus an die Abdominalsäckchen erinnern.

16) Wie auch EISEG erkannte, sind die Coxaldrüsen von *Lithobius* wohl als den Cruraldrüsen von *Peripatus* homolog anzusehen und ferner die Coxalsäckchen von *Scolopendrella* und den betreffenden Diplopoden und wohl auch die Abdominalsäckchen der Synaptera aus verkümmerten ähnlichen Drüsen entstanden.

17) Die stummelartigen Ventralanhänge von *Scolopendrella* kommen am 2.—12. Rumpfsegment vor und sind als Hüftgriffel zu bezeichnen. Am dreizehnten Rumpfsegment liegt ein später verkümmernendes, besonderes inneres Apophysenpaar. Die Hüftgriffel sind beweglich und von einem Nerven durchzogen.

18) Die Spinngriffel von *Scolopendrella* sind ganz unbeweglich und entsprechen den Raifen (Cerci) der Insekten.

19) Bei *Campodea* ist das Anhangspaar des ersten Abdominalsegmentes als rudimentäres Beinpaar anzusehen; die ektostichen Abdominalgriffel nehmen vom 2.—7. Segment an Größe zu und sind nur in der Längsrichtung beweglich.

20) *Campodea* besitzt entgegen GRASSI in beiden Geschlechtern keine Gonapophysen.

21) Die gegliederten Analraife (Cerci) von *Campodea* erinnern im Bau durchaus an die Antennen, doch tritt wie in die stets ungliederten Abdominalgriffel aller Thysanuren keine Muskulatur in sie hinein.

22) Die Abdominalgriffel von *Japyx* erinnern auffallend an gewöhnliche Endsporne (Calcaria) der Beinglieder.

23) Die Abdominalgriffel von *Machilis* werden an den vorderen Segmenten besonders von Beugemuskeln, an den hinteren von Streckern bewegt. Nachweis der bisher übersehenen Bauchlängsmuskeln.

24) Der Mittelschwanz von *Machilis* entspricht einer supraanaln Verlängerung des Afterstückes. — Die Gonapophysen der Männchen bestehen, wie bereits OUDEMANS gegen GRASSI angab, aus zwei Klappen und einem zweigliedrigen Penis; letzterer ist auf eine Hautpapille des neunten Abdominalsegmentes zurückzuführen.

25) Die Abdominalgriffel dienen besonders als Tastorgane und zur Unterstützung der Lokomotion des Körpers, bei *Machilis* und (ausgebildet!) bei *Poduren* auch zum Springen. — Die Afterraife haben eine ähnliche, wenn auch geringer ausgebildete Funktion wie die Fühler.

26) Abdominalgriffel kommen als denen der Thysanuren sicher homologe Bildungen nur noch am Hinterrande der neunten Bauchplatte des Hinterleibes von Orthopteren vor; sie verkümmern oft schon im Laufe der Postembryonalentwicklung.

27) Analraife (Cerci) fanden sich außer bei Scolopendrella, allen Thysanuren und einigen Collembolen, bei allen Orthopteren s. l. meist bis zur Imago, bei den Larven der Blattwespengattung *Lyda*, bei den Imagines der Blattwespen und anderer Hymenopteren.

28) Die Larven der (untersuchten) Blattwespen sind menotrem, haben also noch die Stigmen der Imago vom 2.—11. Rumpsegment; auch die ebenfalls hohe Zahl der MALPIGHI'schen Gefäße in der Larve beweist, dass hier ein Übergang von dem ursprünglichen campodeiformen Jugendstadium zur Raupenform vorliegt.

29) Die Nachschieber der Raupen gehören dem zehnten Abdominalsegment an und sind wohl von den Trichopteren ererbt; die Scheinfüße (*Pedes spurii*) des Hinterleibes sind den Thorakalbeinen zwar homostich, aber als Neubildungen aufzufassen. Nachschieberartige Bildungen sind auch bei Käferlarven weit verbreitet und wie die Haftsobläuche und die dorsalen oft gegliederten, sensorischen Terminalanhänge bisher bei der Imago nicht nachgewiesen.

30) Die Gonapophysen der Orthopteren s. str., Odonaten, vieler Hemipteren und Hymenopteren sind denen von *Machilis* homolog.

31) Da die postembryonale Sprossungszone der Lithobien vor dem Genitalsegment liegt, sind ihre segmentarmen jüngsten Stadien wie bei *Scolopendrella* als sekundär erworbene Larvenformen anzusehen.

32) Myriopoden und Insekten haben einen gemeinsamen Ursprung.

33) Die Symphylen stehen besonders den Diplopoden nahe; die Pauropoden sind entgegen den Ansichten von SCHIMKEWITSCH als niedere und zugleich verkümmerte Form von letzteren abzuleiten.

34) Die gemeinsamen Vorfahren der Chilopoden und Insekten standen ersteren und den Symphylen zugleich nahe, besaßen aber eine hintere Geschlechtsöffnung.

35) Die höheren Insekten (*Pterygota*) haben mit den Thysanuren gemeinsame Vorfahren, die letzteren sehr nahe standen.

36) Die Abdominalgriffel sind nicht als Beinreste, sondern als sekundäre, paarige Haargebilde aufzufassen, die sich aus rein sensorischen erst zu Bewegungsorganen entwickelten.

37) Die Collembolen scheinen einen direkten Seitenzweig der Thysanuren zu bilden und keine Urformen zu sein.

38) Alle Pterygoten sind einheitlichen Ursprunges.

39) Die Bauchplatten des Hinterleibes der Hexapoden sind aus der Verschmelzung der am Embryo angelegten Abdominalbeine mit der ganzen Ventralhaut oder einem mittleren, dem Sternalschilde der Brustsegmente (und der Rumpfsegmente der Myriopoden) entsprechenden Schilde hervorgegangen, wie sich an Machilis und Phylodromia nachweisen lässt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. F. E. SCHULZE und Herrn Prof. K. MOEBIUS in Berlin, in deren Instituten ich diese Arbeit vollenden durfte, für ihr gütiges Entgegenkommen meinen ergebensten Dank auszusprechen.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XIV und XV.

Auf Taf. XIV sind die eingezeichneten Tracheen blau, die in vorgestülptem Zustande dargestellten Ventralsäckchen purpurroth gehalten, um die Correlation ihrer Ausbildung zu veranschaulichen. — Die römischen Zahlen bedeuten die Rumpfsegmente, und zwar entspricht *I—III* dem Thorax, *IV—XIII* dem Abdomen.

In allen Figuren bezeichnet:

<i>an.</i> After,	<i>nucl.</i> Kern,
<i>ap.</i> Chitinsehne (Apodema),	<i>retr.</i> Rückziehmuskel,
<i>cerc.</i> Endraife,	<i>sac.</i> Ventralsack,
<i>conj.</i> bindegewebiger Strang,	<i>st.</i> Ventralgriffel,
<i>cox.</i> Hüftglied,	<i>stigm.</i> Tracheenöffnung,
<i>m.</i> Muskel,	<i>tr.</i> Tracheen.
<i>nerv.</i> Nervenstrang,	

Fig. 1. *Scolopendrella immaculata* von unten; *cr.* Hüftgriffel; *det.* Ausführgang der Spinndrüsen; *ep.* Episternalschild; *or.gen.* Genitalöffnung; *sens.* Sinnesorgan des dreizehnten Rumpfsegmentes. Vergr.  $\frac{20}{1}$ .

Fig. 2. *Campodea staphylinus*-Männchen von unten; *pen.* Penisröhre; *ped.rud.* rudimentäre Abdominalbeine. Vergr.  $\frac{20}{1}$ .



- Fig. 3. *Japyx gigas* von unten; Tracheen halbschematisch; *frc.* Endgabel; *gland.* Drüsenmassen. Vergr.  $\frac{65}{10}$ .
- Fig. 4. *Machilis maritima*-Weibchen von unten; *ant.* Fühler; *app. imp.* unpaarer Schwanzanhang des Afterstückes; *cr.* Hüftsporne; *palp. max.* Unterkiefertaster; *palp. lab.* Unterlippentaster; *ovp.* Legescheidenstücke, *inf.* unteres, *sup.* oberes. Vergr.  $\frac{12}{1}$ .
- Fig. 5. *Isotoma palustris* von unten; *ham.* Häkchen (Hamulus) (zu klein wiedergegeben); *brach.* Arm; *manubr.* Grundstück; *mucr.* Endstück der Sprunggabel; *tub.* Ventraltubus in geringer Vorstülpung. Vergr.  $\frac{20}{1}$ .
- Fig. 6. *Smynthurus fuscus* von unten; Bezeichnung wie in voriger Figur. Häkchen künstlich nach vorn umgelegt; Ventraltubus in höchster Vorstülpung. Vergr.  $\frac{20}{1}$ .
- Fig. 7. *Scolop. immaculata*. Thorax von unten; *s.* unentwickeltes, *sac.* entwickeltes Hüftsäckchen; *ep.* und *cr.* wie in Fig. 1. Vergr.  $\frac{45}{1}$ .
- Fig. 8. Dieselbe; Endsegmente eines unreifen Thieres mit zehn entwickelten Beinpaaren, von unten; *embr. XI.* hervorknospendes elftes Beinpaar; *sens.* Sinnesorgan des letzten Segmentes; *app.* innere Ventralanhänge desselben. Vergr.  $\frac{60}{1}$ .
- Fig. 9. Dieselbe; ein Hüftgriffel. Vergr.  $\frac{250}{1}$ .
- Fig. 10. Dieselbe; Coxalsäckchen des vierten Rumpfsegmentes, Querschnitt (Alaunkarmin, Kanadabalsam wie Fig. 12, 15, 17, 25, 27 a); *med.* mittlere fein längsgefaltete Säckchencuticula; *k.* kappenförmiger Basaltheil des Säckchens; *n.g.* Riesenkerne. Vergr.  $\frac{300}{1}$ .
- Fig. 11. Dieselbe; Bauchseite mit eingezeichneten Muskeln; *m. long. ventr.* Bauchplattenlängsmuskel; *m. sac.* Muskeln des Säckchens; *m. st.* Muskeln des Griffels; *m. subg.* Musc. subganglionaris (GRASSI); *m. yps.* Y-förmiger Muskel des Thorax; *ped. rud.* rudimentäre Abdominalbeine. Vergr.  $\frac{50}{1}$ .
- Fig. 12. Dieselbe; Flächenschnitt durch das erste Abdominalsegment eines 3 mm langen Stückes; *form.* Bildungsgewebe; sonst Bezeichnung wie in Fig. 11. Vergr.  $\frac{160}{1}$ .
- Fig. 13. Dieselbe; rechtes rudimentäres Abdominalbein des erwachsenen Thieres; *set.* Drüsenborsten an der Dorsalseite; Vergr.  $\frac{140}{1}$ .
- Fig. 14. Dieselbe; Skizze nach dem Thier in Bewegung; Profilansicht der Hinterleibsbasis. Vergr.  $\frac{42}{1}$ .
- Fig. 15. Dieselbe; Abdominalsack des zweiten Segmentes, Querschnitt; *m.* grob, *m.*<sub>2</sub> undeutlich quergestreifte Rückziehmuskulatur des Säckchens; *n.g.* Riesenkerne. Vergr.  $\frac{260}{1}$ .
- Fig. 16. Dieselbe; siebentes Abdominalsackpaar; von unten. Vergr.  $\frac{300}{1}$ .
- Fig. 17. *Japyx gigas*; Längsschnitt durch die Drüsenmasse des ersten Abdominalsegmentes; *adp.* Fettkörper; *gland.* einzellige Drüsen; *det.* ihr Ausführgang, in die Hohlhaare, *set.*, mündend; *sens.* Sinnesborsten. Vergr.  $\frac{260}{1}$ .
- Fig. 17 a. *Lysiopetalum anceps*. Stigmenplatte mit Öffnung (*stigm.*), den zwei Luftgängen und den Tracheenästchen (*tr.*). Vergr.  $\frac{60}{1}$ .
- Fig. 18. *Japyx gigas*; linke Ecke der Bauchplatte des zweiten Abdominalsegmentes; *chit.* Chitinsehne; *sens.* Sinneshaar. — Die punktierte Linie zeigt die Ausdehnung der Duplikatur an. Vergr.  $\frac{60}{1}$ .
- Fig. 19. Derselbe; Unterseite des ersten Abdominalsegmentes; rechts sind die Drüsenmassen fortgelassen, um den (punktiert gezeichneten) Chitin-

ring *a.* zu zeigen; *musc.* Griffelmuskel; *chit.* Chitinsehne; *scut.ventr.* unpaares Bauchschild. Vergr.  $\frac{35}{1}$ .

- Fig. 20. *Machilis maritima*. Hypodermis der Ventralfläche der Bauchsäcke. Vergr.  $\frac{500}{1}$ . (Wie die beiden folgenden Figuren von lebend mit erwärmter Überschwefelsäure behandelten Thieren gewonnen.)
- Fig. 21. Dieselbe; Epithel der Dorsalfäche der Bauchsäckchen (durch unrichtige Wiedergabe der Zeichnung sind zwischen den Zellwänden fälschlich Intercellularräume dargestellt worden). Vergr.  $\frac{800}{1}$ .
- Fig. 22. Längsschnitt durch das in Fig. 21 dargestellte Epithel; *str.* Plasma-streifung; *cut.* Cuticula. Vergr.  $\frac{750}{1}$ .
- Fig. 23. Dieselbe; *a.* durch Verdampfung gewonnene Krystalle aus der durch die Bauchsäckchen gewaltsam gepressten Flüssigkeit; *b.* dieselben aus dem Blut des Rückengefäßes; *c.* solche aus den MALPIGHI'schen Schläuchen. Vergr. ca.  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 24. Dieselbe; viertes Abdominalsegment von unten; *m.flex.* Beuge-, *m.ext.* Streckmuskeln des Griffels; *m.long.ventr.* Bauchplattenlängsmuskel; *st.* Abdominalgriffel von außen, *st.int.* dieselben im Flächenschnitt; *retr.med.* mittlere Rückziehmuskeln; *Sc.int.* Mittelschild. Vergr.  $\frac{40}{1}$ .
- Fig. 25. *Lysiopetalum anceps*; Flächenschnitt durch das sechste Beinpaar des Weibchens; *troch.* Schenkelring; *fem.* Oberschenkel; *sang.* Blutmasse. Vergr.  $\frac{30}{1}$ . (Schnitt nach Behandlung mit Essigsäure.)
- Fig. 26. *Polyzonium germanicum*; sechstes Beinpaar des Weibchens, nach dem frischen Thier in Glycerin; *scut.ventr.* Mittelschild. Vergr.  $\frac{50}{1}$ .
- Fig. 27 *a.* *Craspedosoma Rawlinsii*; Flächenschnitt durch das erste Beinpaar des achten Gürtels des Männchens; *por.* Hüftdrüsenausführgang; *sp.* Samenpatronen. Vergr.  $\frac{150}{1}$ . — *b.* Hüftdrüsenausführgang am ganzen Bein von oben gesehen; trocken.
- Fig. 28. *Isotoma palustris*; ausgestreckter Ventraltubus, nach dem lebenden Thier gezeichnet. Die Pfeile bedeuten die Richtung der beobachteten Blutströmung; *gland.* einzellige Drüsen. Vergr.  $\frac{40}{1}$ .

# Zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierherzens.

Von

Dr. med. Carl Böse.

---

Mit Tafel XVI.

---

Als in der zweiten Hälfte des Mai 1888 meine Inauguraldissertation: »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Herzens« im Druck erschien, ahnte ich nicht, dass Professor BORN in Breslau gleichzeitig über dasselbe Thema gearbeitet hatte und am 22. Mai 1888 die Hauptresultate in einem Vortrage bei Gelegenheit des Anatomenkongresses in Würzburg veröffentlichen würde. Erst im November 1888 nahm ich Gelegenheit, mit Professor BORN in brieflichen Meinungsaustausch zu treten, nachdem inzwischen BORN's Untersuchungsergebnisse mehr skizzenhaft im »Anatomischen Anzeiger« veröffentlicht worden waren. Es gelang mir nicht, aus diesen kurzen Aufzeichnungen ein klares Bild zu gewinnen über BORN's eigentliche Anschauungen, sondern ich vermuthete irrig, BORN wolle speciell die Entstehung des Foramen ovale resp. des Limbus Vieussenii in derselben Weise erklären wie ROKITANSKY. Auf Grund vergleichend-anatomischer Studien war ich indess zur Überzeugung gelangt, dass meine eigene Darstellung von der Entstehung des Foramen ovale nicht richtig sein könne und dass ein Septum intermedium nach HUS nicht existire.

Mit Spannung erwartete ich also das Erscheinen von BORN's ausführlicher Arbeit. Und jetzt, wo dieselbe vor mir liegt, muss ich bekennen, dass mir BORN's Darstellung von der Entwicklung des Säugethierherzens, abgesehen von einigen Kleinigkeiten, mustergültig erscheint. Während namentlich im Gegensatze zu den Darstellungen

von HIS BORN's Auffassungen mit den meinigen größtentheils übereinstimmen, differirten wir bezüglich der Entstehung des Foramen ovale. Ich nahm an, dasselbe sei eine sekundäre Hemmungsbildung derart, dass im Anschluss an den Placentarkreislauf das ursprüngliche Septum atriorum sich nicht wie bei Reptilien vollständig schließe, sondern an einer Stelle offen bleibe. BORN dagegen nimmt zwar ebenfalls die Entstehung der Valvula for. oval. aus dem ursprünglichen Septum atriorum = Sept. I = Septum superius an, lässt dasselbe jedoch ringsum mit der Vorhofswand und den Endothelkissen des Ohrkanales verwachsen. Erst durch eine sekundäre Durchbrechung dieses Septums bilde sich das Foramen ovale.

Die Darstellung, welche BORN von diesem Vorgange giebt, ist im Großen und Ganzen richtig. Der Grund dafür, dass mir seiner Zeit der typische Vorgang der sekundären Durchbrechung des Septum atriorum entgangen ist, beruht nicht, wie BORN glaubt, auf dem Mangel an plastischer Rekonstruktion der Schnittserien, sondern vielmehr auf dem Mangel an hinreichendem Material gerade für diese Entwicklungsperiode. Ferner ist es im embryonalen Herzen bei starker Füllung oft sehr schwer, Gewebstheile und Blutzellen aus einander zu halten. So kam es, dass ich bei einem meiner Kaninchenembryonen in verschiedenen Schnitten zwar deutlich eine Durchbrechung im Septum atriorum bemerkte, dieselbe jedoch für ein Kunstprodukt hielt.

Was BORN's Methode der Plattenmodellirung betrifft, so kann dieselbe ja, wie BORN's neueste Arbeit beweist, vorzügliche Resultate ergeben! Nur möchte ich davor warnen, wie es vielfach geschieht, die aus einer solchen Rekonstruktion sich ergebenden Resultate für absolut beweisend zu halten. Das beste Beispiel dafür, dass man auch mit der vorzüglichsten Methode zu falschen Resultaten kommen kann, liefert HIS, der ja bekannterweise bezüglich der Entwicklung der Vorhofssepta zu ganz irrthümlichen Resultaten gekommen ist! Der Grund, wesshalb HIS hierbei so weit an der Wahrheit vorbei irrte, beruht wohl zum Theil, wie BORN richtig bemerkt, darauf, dass es schwer ist, gut erhaltene menschliche Embryonen zu bekommen; andererseits glaube ich, dass HIS nicht im Stande war, sich von althergebrachten Anschauungen frei zu machen und in den Fehler verfiel, hier und da nach seinem subjektiven Ermessen seine Objekte zu modelliren. Eben hierin liegt die große Schattenseite der BORN'schen Methode, dass es sehr schwer ist, besonders bei zarten Objekten völlig objektiv die einzelnen

Schnitte aufzuzeichnen. Hier kommt es oft vor, dass gerade an den wichtigsten Stellen ein Schnitt misslungen ist, wie oft kommt es dabei auf die Deutung einiger weniger Zellen an: und der subjektiven Beeinflussung ist Thüre und Thor geöffnet!

Die vorliegende Arbeit verfolgt zunächst den Zweck, meine jetzigen geläuterten Anschauungen über die Entwicklung des Säugethierherzens wiederzugeben; eine ausführlichere vergleichend-anatomische Abhandlung über denselben Gegenstand wird in Kürze erscheinen. Da meine frühere Dissertation nicht Jedermann zugänglich sein dürfte, so sei es mir gestattet, die Resultate jener Arbeit wörtlich zu rekapituliren:

1) In dem aus zwei getrennten Anlagen entstandenen einheitlichen Herzschnauze bildet sich zuerst eine Abgrenzung zwischen Ventrikel- und Vorhofstheil, der Ohrkanal mit den Atrioventricularlippen, beim Menschen Anfang der dritten Woche, beim Kaninchenembryo von 2 mm Länge.

2) Als erste Scheidewandanlage bildet sich das Septum atriorum und kurz nachher das Septum ventriculorum; beim Menschen Anfang der vierten Woche.

3) Ende der vierten Woche stülpt sich der Sinus reuniens in den rechten Vorhof ein und ist von zwei Klappen eingefasst. Aus der Valvula dextra entstehen die Valvulae Eustachii und Thebesii.

4) Die Valvula sinistra wird nicht zur Valvula foraminis ovalis, sondern ist ein vergängliches Gebilde, dessen Spuren sich in späteren Entwicklungsperioden mehr oder minder deutlich nachweisen lassen.

5) Das Septum intermedium entsteht aus der bindegewebigen, jedoch an der Oberfläche mit einer dünnen, kontinuierlichen Muskelschicht überkleideten Spina vestibuli, welche sich mit den breiten Atrioventricularlippen vereint, die in der Mitte mit einander verwachsen. Dabei entsteht die Trennung des Ostium venosum; beim Menschen in der fünften Embryonalwoche.

6) Das Septum aorticum entsteht aus der vorderen linken Längsleiste des Bulbus und scheidet als spätere Pars membranacea die Ventrikel vorn, während hinten das Septum intermedium die Trennung bewirkt. Anfang der sechsten Woche ist die Scheidung zum Abschlusse gediehen.

7) An der vorderen und oberen Vorhofswand entsteht eine leistenförmige Einstülpung, das Septum musculare, welches sich

zusammen mit dem an der vorderen und hinteren Wand sichelförmig emporsteigenden Septum intermedium zu einem geschlossenen, ringförmigen Diaphragma, dem Annulus ovalis, gestaltet.

8) Das ursprüngliche Septum atriorum wird zu dem später als Valvula foraminis ovalis bezeichneten Gebilde. In der siebenten Woche ist das Septum bereits völlig entwickelt, doch lässt sich mit Bestimmtheit annehmen, dass es schon früher, zugleich mit dem Septum ventriculorum, zur vollen Höhe seiner Entwicklung gelangt ist.

9) Die ursprünglich einheitliche Lungenvene theilt sich zweimal dichotomisch und die vier dichotomen Äste werden zu den sekundären Lungenvenen in der zwölften bis vierzehnten Woche.

10) Das Endstück des Sinus coronarius entsteht aus dem untersten Theile des Sinus reunions.

Von diesen zehn Sätzen muss meinen jetzigen Anschauungen zufolge der fünfte gänzlich gestrichen werden, der siebente bedarf einiger Abänderung. Für die übrigen jedoch glaube ich auch jetzt noch die Übereinstimmung mit BORN aufrecht erhalten zu müssen!

Im Verlaufe der letzten Zeit wurde mir Gelegenheit, die Beuteltierserien Prof. SELENKA's in Erlangen zu durchmustern, wobei sich mir interessante Resultate ergaben. Von placentalen Säugern standen mir außer den schon früher untersuchten Embryonen von Kaninchen, Rind, Schwein, Maulwurf, Ratte noch zur Verfügung solche von Mensch, Schaf, Katze, von den Edentaten Manis, Myrmecophaga jubata, Dasypus novemcinctus, Bradypus didactylus, sowie eine Serie Embryonen von Myotis murinus, die ich bei Herrn Prof. KUPFFER einsehen durfte. Aus der Untersuchung aller dieser Embryonen ergibt sich mit ziemlicher Bestimmtheit, dass die Herzentwicklung in der Klasse der placentalen Säuger principiell in derselben Weise vor sich geht.

BORN geht zu weit, wenn er annimmt, bei allen Mammalia, also auch bei den Monotremen und Marsupialien, finde sich dieselbe Entwicklung. Bei den letztgenannten zwei Klassen finden sich, wie wir sehen werden, einige Abweichungen.

Bezüglich der äußeren Form des Herzens in seinen verschiedenen Entwicklungsstadien weicht BORN nicht sehr weit von HIS ab, doch machen BORN's Abbildungen einen mehr naturwahren Eindruck, während die Abbildungen und Modelle von HIS hier und da etwas schematisirt erscheinen! Doch möchte ich in dieser Beziehung, da ich nicht selbst modellirt habe, kein maßgebendes Urtheil mir zutrauen. —

Sehr richtig stellt BORN die allmähliche Wanderung des Ohrkanals von links her nach der Mitte des Herzens dar. — — — Bezüglich der Entwicklung des Sinus venosus und seiner Klappen stimmen meine Angaben mit denen BORN's genügend überein.

Wenn BORN sagt: »Ich kann nicht zugeben, dass der Sinus venosus in den jüngsten Stadien ganz in die Zwerchfellanlage eingesenkt und von dieser glatt überzogen ist, vielmehr finde ich denselben immer nur mit seiner Unterfläche mit der Zwerchfellanlage verwachsen«, so befindet er sich genau in Übereinstimmung mit meinen Angaben pag. 9: »Es erscheint mir nicht ganz gerechtfertigt, wenn HIS bei seinen frühesten Embryonen den Sinus reuniens unter dem Zwerchfell gelegen sein lässt etc.«. Der Name Sinus oder Saccus reuniens von HIS erscheint mir eben so wie viele andere von HIS verwendete Bezeichnungen überflüssig. So weit es irgend angeht, soll man bei Benennung embryonaler Gebilde möglichst dieselben Ausdrücke beibehalten, die schon lange in der vergleichenden Anatomie gebräuchlich sind, und welche eben dadurch, dass sie einmal dauernde Einrichtungen vorstellten, ihr Auftreten begründen.

Nun entspricht das fragliche embryonale Gebilde genau dem Sinus venosus, wie wir ihn von den Cyclostomen an in der Vertebratenreihe finden. Genau dieselben Lageveränderungen und Rückbildungen des Sinus, wie sie BORN in Übereinstimmung mit mir sehr korrekt beschreibt, lassen sich, wie später ausführlich gezeigt werden soll, in der phylogenetischen Reihe verfolgen! —

Bezüglich der allmählichen Einengung der Anfangs weiten Sinusmündung in den Vorhof durch die Muskelwand befinde ich mich ebenfalls in Übereinstimmung mit BORN.

Schon in meiner Dissertation schrieb ich: »Die HIS'sche Lehre von der Area interposita als eines rein bindegewebigen Feldes, welches wie eine Platte in die hintere, der Muskulatur an dieser Stelle entbehrende Vorhofswand eingelassen sei, halte ich nicht für richtig etc.«. Eine Porta vestibuli und Area interposita, wie sie HIS beschreibt, giebt es nicht und möchte ich vorschlagen, diese Namen eben so wie Saccus reuniens aus der Terminologie zu streichen! Die beiden Muskelplatten des Vorhofs haben sich nach BORN bis auf die kleine Stelle, wo die Lungenvene mündet, völlig geschlossen. Das Bindegewebe, welches der geschlossenen muskulösen Vorhofswand von hinten aufgelagert ist, ist das Lungengekröse (Herzgekröse).

Eine doppelte Mündung des Sinus, wie sie HIS in einem Stadium gesehen haben will, existirt normalerweise niemals!

Die beiden Sinuskappen entstehen bei der Einstülpung des Sinus in den rechten Vorhof resp. bei der Verengung der Sinusmündung derart, dass Sinuswand und Vorhofswand sich eine Strecke weit an einander legen. — BORN glaubt im Gegensatz zu mir hervorheben zu müssen, dass die also entstandenen Sinuskappen sehr bald ein selbständiges Wachsthum annehmen! Die Richtigkeit dieser Anschauung habe ich nie bestritten, wenn ich auch seiner Zeit unterlassen habe, sie besonders hervorzuheben. Speciell beim Kaninchen und den niederen Säugern gewinnen die Kappen bezüglich ihrer histiologischen Struktur bald ein mehr gleichmäßiges Aussehen, indem die Herzmuskulatur ziemlich reichlich mit Bindegewebe durchsetzt ist. Beim menschlichen Embryo jedoch (Fig. 1) ließ sich hinsichtlich der histiologischen Struktur noch im fünften Monate die Entwicklung an der Valvula Eustachii deutlich verfolgen, indem in ihrer ganzen unteren Hälfte das ursprüngliche Sinusgewebe sich deutlich von der ursprünglichen Vorhofsmuskulatur abgrenzte (Fig. 1). Das Gewebe des Sinus besteht beim Menschen ursprünglich eben so wie bei niederen Vertebraten aus einem Gemisch von quergestreiften Herzmuskelzellen, andererseits von glatten Muskel- und Bindegewebszellen, sowie von fibrillärem Bindegewebe. Später, besonders nach der Geburt, schwinden die quergestreiften Elemente mehr und mehr.

Beim Menschen lässt sich der ursprünglich dem Sinus angehörige Theil des rechten Vorhofs histiologisch deutlich abgrenzen. Dabei greifen die beiderseitigen Gewebsbestandtheile oft fingerförmig in einander. An diesen Stellen (Fig. 2) verlaufen häufig stärkere Blutgefäße in der Vorhofswand. Die beiden Sinuskappen verschmelzen oben und unten mit einander. Das gemeinsame Stück vereinigt sich unten mit dem Septum atriorum = Septum I. Die obere Vereinigungsleiste wurde von HIS Septum spurium oder Pseudoseptum genannt. Beide Namen erscheinen mir nicht zutreffend. Wenn das besprochene Gebilde auch bei Säugerembryonen eine bedeutende Ausbildung erlangt, so ist es doch im Grunde genommen nichts weiter, als ein sich sehr frühzeitig und ausgiebig entwickelnder *Musculus pectinatus*. Derselbe ist schon bei Fischen vorhanden, beim Krokodil noch sehr deutlich; bei den Vögeln und Säugern bildet er sich entsprechend der Rückbildung der Sinuskappen mehr und mehr zurück. BORN ist gewiss im Rechte, wenn er



diesem Muskel eine Funktion bei der Schließung der Sinuskappen vindicirt, derart, dass durch seine Kontraktion die Sinuskappen bei der Vorhofssystole gespannt werden. In späteren Embryonalstadien werden die Sinuskappen funktionsunfähig und damit geht auch ihr Spannmuskel in Rückbildung über, wird durchbrochen, wie beim Kaninchen, oder atrophirt. Seine Überreste, die beim Menschen sowohl als bei Säugern in späten Embryonalstadien oft vor der Einmündung der oberen Hohlvene zu finden sind, verwachsen entweder mit der vorderen Vorhofswand oder mit dem Limbus Viuessenii.

Ob es nach alledem passend ist, diesen Muskel als eine falsche Scheidewand zu bezeichnen, lasse ich dahin gestellt. Richtiger dünkte mir, ihn seiner Funktion gemäß als »Spannmuskel der Sinuskappen« zu benennen.

Bezüglich der weiteren Entwicklung des Sinus venosus und seiner Klappen stimmen BORN's Angaben fast völlig mit den meiningen überein. Der Sinus wird, nachdem er von der unteren auf die hintere Vorhofswand emporgewandert ist, mehr und mehr in den Vorhof eingestülpt und seine Klappen erleiden dabei eine fortschreitende Reduktion.

Den Raum zwischen den Sinuskappen und ihrem Spannmuskel einerseits, dem Septum atriorum andererseits, bezeichnet BORN als *Spatium interseptale sive intervalvulare*. Korrekter würde derselbe wohl als *Sp. intersepto-valvulare* bezeichnet. Dieser Raum, der bei niederen Vertebraten bis herauf zu den Monotremen recht ansehnlich vorhanden ist, geht in der Säugerreihe allmählich zurück. Beim Menschen verschwindet er sehr frühzeitig vollständig bis auf geringe Spuren, wie BORN sehr richtig nachweist.

Wie ich schon früher<sup>1</sup> bemerkte, ist es auffallend, dass frühere Autoren bis auf HIS incl. stets die linke Sinusklappe zur *Valvula foraminis ovalis* werden lassen! Und doch hätte die einfache Tatsache, dass die linke Klappe hier und da deutlich neben der V. for. oval. vorhanden ist, diesen Irrthum ausschließen können! — Wie ich später zeigen werde, ist die linke Sinusklappe in der ganzen Familie der Edentaten noch vollständig vorhanden. Beim erwachsenen Kaninchen habe ich sie ausnahmsweise einmal noch völlig ausgebildet gefunden; ihre Spuren lassen sich jedenfalls in der ganzen Säugerreihe bis zum Menschen mehr oder weniger bestimmt nachweisen. Die linke Sinusklappe bildet sich in demselben Ver-

<sup>1</sup> Inauguraldissertation. pag. 11.

hältnisse zurtück wie das Spatium intersepto-valvulare. So lange dieses noch vorhanden ist, muss naturgemäß die linke Klappe, wenn auch reducirt, so doch als freie Membran angetroffen werden. Mit dem Verschwinden dieses Spatiums legt sich die Valvula sinistra an das Septum atriorum an und verwächst mit seiner mittleren Partie in voller Ausdehnung mit demselben. Seine oberen und unteren Ausläufer dagegen verbinden sich mit denen des Limbus Vieussenii. Somit wird ausschließlich durch die Reste der linken Sinusklappe der hintere Abschluss des Limbus Vieussenii zum geschlossenen Ringe, zum Annulus erzielt. Auf Schnitten durch diese Gegend bei menschlichen Embryonen und auch hier und da bei Erwachsenen lässt sich dies Verhältniss deutlich nachweisen!

BORN nimmt an, dass der hintere Abschluss des Annulus lediglich durch die dicke Wurzel der Valvula foraminis ovalis gebildet werde. Diese dicke Wurzel ist aber kein homogenes, gleichartiges Gebilde, sondern entsteht eben durch Verwachsung des Septum atriorum mit der linken Sinusklappe. Auf Durchschnitten sieht man stets, dass die Muskelemente der Valvula for. oval. sich fast ununterbrochen in die Muskulatur des linken Vorhofs fortsetzen. Die die Umrandung des Annulus bildende sichelförmige Leiste enthält natürlich auch quergestreifte Herzmuskelfasern; dieselben sind jedoch durch eine breite Bindegewebsschicht deutlich von den Muskelementen des linken Vorhofs und der Valvula for. oval. gescheiden. — — —

In meiner ersten Arbeit nahm ich an, die hintere Umgrenzung des Annulus werde durch die hintere Sichel des Sept. intermedium nach HIS gebildet. Nun existirt ein solches Gebilde, wie schon erwähnt, gar nicht. Das Bindegewebe, welches HIS im Sinne hat, gehört, wie ich mit BORN vermuthe, zum hinteren Endocardkissen. Mit der hinteren Umgrenzung des Foramen ovale hat es direkt nichts zu schaffen. Es lässt sich späterhin als zusammenhängende Schicht unter der Muskulatur in der Tiefe der unteren Umgrenzung des Foramen nachweisen. —

Fig. 3 zeigt von einem 5monatlichen menschlichen Fötus den Theil eines Schnittes durch die Vorhöfe unterhalb der Einmündung der Cava inferior. Man sieht links die Muskulatur des Septum atriorum direkt in diejenige des linken Atrium übergehen. Der halbkugelige Wulst bildet hier in der Umgrenzung des Foramen ovale einen Theil des Annulus ovalis und besteht größtentheils aus

den Resten der linken Sinusklappe, doch haben sich an dieser Stelle schon Elemente vom unteren Ausläufer des muskulösen Septum II oder Limbus Vieussenii beigemischt. In Folge dessen bietet sich hier ein regelloses Gemenge von längs- und quergetroffenen Muskelzügen, von Sinusgewebe und Gefäßdurchschnitten dar. — Die Abgrenzung der verschmolzenen linken Sinusklappe vom Sept. atrior. ist makroskopisch bald mehr bald weniger scharf markirt; oft finden sich kleine Querfältchen, welche brückenartig sich über die Abgrenzungsfurche hinüber erstrecken: das deutlichste Zeichen einer früher stattgehabten Verwachsung. — — — — —

Von der rechten Sinusklappe erhalten sich beim Menschen deutlichere Reste. Am frühesten schwindet der Theil zwischen der Einmündung der Vena cava inferior und der nach vorn gerichteten V. cava superior dextra. Die Reste der Klappe verbinden sich hier mit stärker entwickelten Mm. pectinati und bilden die von His Tænia sagittalis benannte Leiste als rechte Abgrenzung des ursprünglichen Sinusraumes. Links von dieser Leiste fehlen, wie His richtig bemerkt, Mm. pectinati naturgemäß vollständig.

Der untere Theil der rechten Sinusklappe erhält sich längere Zeit. Aus ihr entstehen die Valvulae Eustachii und Thebesii, indem eine Bindegewebsleiste von hinten nach vorn, in den bis dahin gemeinsamen unteren Sinusraum vorwächst. Sobald diese Leiste den freien Klappenrand erreicht hat, ist die Scheidung des restirenden unteren Theiles der rechten Sinusklappe in die Valvulae Eustachii und Thebesii, sowie die Trennung zwischen den Mündungen der Cava inferior und Cava superior sinistra resp. V. coronaria cordis vollendet. — Dieser Vorgang, den BORN im Gegensatze zu His übereinstimmend mit mir annimmt, lässt sich bei den Reptilien in seinen Anfängen verfolgen und werde ich später eingehender darauf zurückkommen. —

Was die Entstehung des Foramen ovale anlangt, so habe ich mich, wie schon erwähnt, abweichend von meinen früheren Anschauungen im Großen und Ganzen zur Ansicht BORN's bekehrt. Nur in einigen Kleinigkeiten weiche ich von dessen Darstellung ab. Bereits in meiner ersten Arbeit habe ich im Gegensatze zu His behauptet, dass die Valvula foraminis ovalis aus dem ursprünglichen Septum atriorum entstehe. BORN ist bekanntlich zu derselben Anschauung gekommen. Nun entspricht im Herzen der Säugethiere einzig und allein die Valvula foraminis ovalis dem Vorhofsseptum der niederen Vertebraten bis herauf zu den

Sauropsiden. Das Septum II von BORN oder der Limbus Viuessenii ist eine ganz sekundäre Bildung, die zwar schon bei den Amphibien angelegt ist, jedoch erst bei den placentalen Säugern zu größerer Bedeutung und Ausbildung gelangt.

Ich sehe also durchaus keinen Grund, wesshalb man neue Namen wie Septum I (BORN) oder Septum superius (HIS) erfindet und für das eigentliche Vorhofsseptum nicht einfach Septum atriorum oder höchstens Valvula foraminis ovalis sagt. Das Septum II von BORN bezeichnet man wohl am besten nach wie vor als Limbus Viuessenii. Der Name Septum musculare, den ich in meiner ersten Arbeit aufstellen zu müssen glaubte, ist dem gegenüber ebenfalls unnütz!

HIS sagt über die Entstehung des Septum atriorum Folgendes: »Indem die Rückenwand des Vorhofs durch den Gekröstheil der Herzwurzel fixirt ist, die Seitentheile sich stark ausdehnen, entsteht eine mediane Einziehung, die in der Folge zur scharfen Falte sich ausbildet.«

Abgesehen davon, dass das Septum atriorum wenigstens bei Säugern stets als solides, homogenes Gebilde und niemals aus einer Einfaltung entsteht, wie z. B. die Sinusklappen oder der Limbus Viuessenii, so kann ich mir absolut nicht vorstellen, wie so das völlig passive, bindegewebige Herzgekröse die Vorhofsmitte derart am Wachstume hindern könnte, dass dadurch eine Einfaltung entstehen müsste! — Die Erklärung für die Entstehung des Septum atriorum liegt eigentlich sehr nahe und erscheint selbstverständlich! Trotzdem finde ich den betreffenden Gedanken in keiner der bisherigen Schriften über diesen Gegenstand weiter ausgeführt. Die Ursache der Entstehung des Septum atriorum beruht in der Anpassung der Vertebraten an die Lungenathmung! Als erste Folge derselben ergibt sich bei den Dipnoern, wie später ausführlich dargelegt werden soll, durch Anpassung an die nunmehr sich vorfindenden verschiedenartigen Blutsorten eine gesonderte Einmündung der Lungenvene ins Atrium und in Verbindung damit die Entstehung des Vorhofsseptums.

Es ist dies der erste Schritt in der kontinuierlichen Weiterentwicklung der Herzsepta, welche erst im Herzen der Säugethiere zu vollem Abschlusse kommt und die völlige Scheidung des Lungenkreislaufes vom Körperkreislaufe zur Folge hat. Im embryonalen Leben der Säugethiere hat sich dies phylogenetische Causalverhältnis erhalten, denn man findet stets die erste Anlage der Lunge kurz

vor oder doch gleichzeitig mit der Entstehung des Vorhofsseptums! — Bei Säugern fand ich das Septum atriorum stets als solide Leiste von vorn herein angelegt. Die ursprüngliche phylogenetische Abstammung desselben aus einer Reihe netzförmig mit einander verbundener Vorhofstrabekel hat sich also in der embryonalen Entwicklung bei Säugern nicht mehr erhalten. — Dies Septum nun, welches bei allen Anuren und Reptilien eine solide, undurchbrochene muskulöse Membran darstellt, erleidet bei Vögeln und Säugern durch sekundäre Anpassung an die fötalen Kreislaufverhältnisse Durchbrechungen. Bei Vögeln ist diese Thatsache durch LINDES schon längst bekannt; bei Säugern ist sie erst durch BORN ins rechte Licht gestellt worden. Principiell ist zwischen den Durchbrechungen des Septum bei Vögeln und Säugern kein Unterschied; doch gestalten sich die späteren Verhältnisse ganz verschieden. — Ein Foramen ovale in der Form, wie es der Mensch hat, findet sich weder bei Vögeln noch bei Monotremen und Marsupialien, sondern erst bei den placentalen Säugern.

Übrigens darf man aus der gleichartigen Durchlöcherung des Septums bei Vögeln und Säugern nicht etwa auf eine nahe Verwandtschaft dieser so verschiedenen Thierklassen schließen. Es macht sich vielmehr hier wieder einmal die oft gefundene Thatsache geltend, dass ganz unabhängig von einander eine nützliche Einrichtung in der Thierreihe zweimal entsteht!! — Beim Menschen und überhaupt bei Säugern findet sich nach BORN im Gegensatze zu den Vögeln regulär immer nur eine Durchbrechung. Mehrfache Durchlöcherungen hält BORN bei Menschen und Kaninchen für eine Abnormität. Ich glaube, dass BORN hierin zu weit geht!

Bei Buntelthieren ist eine mehrfache Durchbrechung des Septum atriorum in ähnlicher Weise wie bei den Vögeln regelmäßig vorhanden. Ein ausgebildeter Limbus Vieussenii existirt dort eben so wenig wie bei den Monotremen, die sich hinsichtlich des Baues ihrer Vorhofsscheidewand gewissen Vogelgattungen sehr nähern.

Der Schluss der Löcher im Septum der Marsupialien geschieht durch allmähliche Einengung derselben während des extra-uterinen Lebens. Bei einem Opossumjungen von 16 mm Länge sah ich das Septum schon völlig geschlossen. Ich zweifle nicht, dass die Entwicklung des Septum atriorum bei Monotremen in ganz ähnlicher Weise sich vollzieht, wie dies LINDES beim Vogel beschreibt. Der Bau des Septum beim erwachsenen Thiere weist wenigstens darauf

hin. Bei Schaf-, Rind- und Pferdeembryonen fand BRUCH<sup>1</sup> regelmäßig eine vielfache, netzartige Durchlöcherung der Vorhofswand. Auch beim Menschen ist schon wiederholt, z. B. von ROKITANSKY, eine mehrfache Durchlöcherung des Septum atriorum gefunden worden! Bei drei Rindsembryonen von 16, 28 und 37 mm Länge finde ich ausgiebige, mehrfache Durchlöcherungen, ähnlich wie dies BRUCH darstellt, eben so bei einem Maulwurf- und zwei Kaninchenembryonen, wenn auch hier in viel geringerem Grade als beim Rinde. Dieselben Verhältnisse ergeben sich bei Edentatenembryonen.

Nach alledem dürfte es doch wohl nicht richtig sein, mehrfache Durchlöcherungen als Abnormität zu bezeichnen.

Es wird Sache zukünftiger Forschung sein zu entscheiden, ob in der Säugethierreihe der Vorgang einfacher Durchlöcherung, wie ihn BORN beschreibt, oder derjenige mehr- bis vielfacher Durchlöcherung häufiger ist. Ich selbst möchte mich fast für Letzteres entscheiden.

Im Principe ist ja der Vorgang ganz derselbe und beruht darauf, dass während der Entwicklung im Ei oder Uterus die Scheidung der Ventrikel bereits so weit vorgeschritten ist, dass hier keine genügende Kommunikation mehr stattfindet und so naturgemäß sekundäre neue Kommunikationswege geschaffen werden müssen. Wie schon erwähnt, wird dies bei Vögeln und Säugern in ganz gleicher Weise erzielt mittels Durchbohrung des bis dahin soliden Vorhofsseptums! —

Den oben angeführten Thatsachen zufolge dünkt mir BORN's Darstellung von der Bandform des Septum atriorum auch für den Menschen nicht als allgemein gültig. Richtig ist wohl, dass die erste Durchbrechung meist hinten oben beginnt, jedoch niemals oder doch selten so peripher, dass nicht ein geringer Rest vom Septumursprunge an der Vorhofswand sitzen bliebe. — Unter allen Umständen halte ich es demnach auch in den Fällen, wo nur eine einzige Durchbrechung besteht, für besser, nicht von einer Bandform, sondern vielmehr von einer Ringform des Septums mit sehr excentrisch sitzendem Loche zu reden. Wo dies Loch auch zuerst aufgetreten sein möge, immer wandert es schließlich nach der vorderen Vorhofswand zu an seinen definitiven Platz, wo wir es noch

<sup>1</sup> C. BRUCH, Über den Schließungsprocess des Foramen ovale bei Menschen und Säugethieren. Abhandlungen der SENCKENBERG'schen naturforschenden Gesellschaft. Bd. IV. 1862—1863.

bei der Geburt finden. Die Reste des Septum atriorum wachsen nun entsprechend dieser Wanderung und der Größenzunahme der Vorhöfe von allen Seiten wieder nach und umgrenzen das Foramen ovale = Ostium II von hinten her in einer Bogenlinie.

Wenn mehrfache Durchlöcherung stattgefunden hat, so wird entweder das vorderste, größte Loch zum Foramen septi, oder es verschmelzen einige größere Löcher mit einander, indess die anderen durch Endocardwucherung sich schließen; oder es bleiben bis zur Geburt mehrere Foramina septi atriorum dicht neben einander bestehen, Fälle, welche bisher meist für anormal resp. pathologisch gehalten wurden.

Was die histiologische Struktur des Septum atriorum betrifft, so besteht dasselbe in seiner Hauptmasse aus quergestreiften, zu beiden Seiten vom Endocard überzogenen Herzmuskelzellen (Fig. 4 Sa). Beim menschlichen Fötus aus dem fünften Monat setzt sich das Endocard lediglich aus einer einzigen, höchstens doppelten Lage platter Endocardzellen zusammen. Späterhin verdickt sich das Endocard im Verhältnisse zur Muskulatur im Septum atriorum eben so wie in der Vorhofswand. Es treten elastische Fasern auf und bilden zu beiden Seiten der Muskelschicht mehr oder minder dicht gewebte Netze. Die Muskelschicht selbst ist nicht mehr kontinuierlich zusammenhängend, sondern besteht aus einzelnen Bündeln, zwischen denen sich fibrilläres Bindegewebe entwickelt hat. Ab und zu findet man Stellen, wo die elastischen Fasernetze, die im Allgemeinen nicht zwischen die Muskelbündel eindringen, quer durch das ganze Septum hindurch in größerer Breite mit einander in Verbindung stehen (Fig. 6). Es handelt sich hierbei wohl meist um Stellen, wo früher Durchbrechungen bestanden haben, die durch Wucherung des Endocards und demnach auch der elastischen Fasern geschlossen wurden. An der Stelle der postfötalen Verwachsung des Septum atriorum mit dem Limbus Vieussenii fließen die elastischen Fasernetze beider endocardialer Flächen breit in einander über.

Der untere Rand des Septum atriorum ist, wie ich bereits in meiner Dissertation hervorgehoben und wie BORN bestätigt hat, durch eine Wucherung des Endocards kolbig verdickt. Dieser verdickte Rand wächst in die Tiefe des Ohrkanals zwischen die beiden Endocardkissen hinein, verbindet sich mit ihnen und bewirkt resp. regt dadurch die breite Verwachsung dieser Endocardpolster und damit die Scheidung des Ohrkanals in die beiden Ostia atrio-ventricularia an! —

Bereits JULIUS ARNOLD hat, wie auch BORN bemerkt, aus ver-

gleichend-anatomischen Gründen angenommen, dass der basale Theil des Vorhofsseptums in ursächlichem Zusammenhang stehe mit der Scheidung der Atrioventricularostien.

In der That fand ARNOLD bei Zusammenstellung einer größeren Anzahl pathologischer Fälle die wichtige Regel, dass bei Mangel des basalen Theiles vom Septum atriorum stets ein Ostium venosum commune sich vorfand, während bei Mangel des Ventrikelseptums zwei Ostia venosa vorhanden sein können!

Die angeführten Annahmen ARNOLD's kann ich aus eigener Anschauung voll und ganz bestätigen. Die beiden Taschenklappen der niederen Vertebraten, welche den Endocardkissen im Ohrkanale der Säugerembryonen entsprechen, verwachsen erst von da ab mit einander, wo das Vorhofsseptum zwischen sie hereingewachsen ist, nämlich bei den Reptilien. Dieses Herabwachsen des Septum geht, wie ich bei Schlangenembryonen sah, stets der Verwachsung der primären Atrioventricularklappen voraus, eben so wie dies bei Vögel- und Säugerembryonen der Fall ist. Rechnet man dazu noch die oben angeführten Thatsachen der pathologischen Anatomie, so ergibt sich mit ziemlicher Sicherheit die Bestätigung des Satzes: »Das Herabwachsen des Septum atriorum ist das causale Moment für die Scheidung des einheitlichen Atrioventricularostiums in die beiden sekundären.«

Früher nahm ich an, der Limbus Viuessenii entstehe durch Verwachsung meines Septum musculare mit der vorderen Sichel des Sept. intermedium von HIS. Für das letztere Gebilde sah ich die Endocardverdickung an, die sich von dem vorderen, nach BORN oberen Endocardkissen des Atrioventricularostiums in den Vorhof herein erstreckt. Dieselbe verbindet sich jedoch schon mit dem Septum atriorum bei dessen Herabwachsen und nicht mit dem Limbus. Dieser entsteht vielmehr allein aus dem Gebilde, welches ich Septum musculare (= Septum II) genannt habe. Beide Namen sind überflüssig: ich glaube, man soll das Gebilde nach wie vor als Limbus Viuessenii bezeichnen! — Ein eigentliches, mit dem Septum atriorum oder der Valvula foraminis ovalis gleichwerthiges Septum ist es in morphologischer Hinsicht nicht, sondern ein ganz sekundäres, bei Amphibien zuerst auftretendes, aber erst bei den placentalen Säugern Bedeutung gewinnendes Gebilde.

BORN spricht sich über seine Herkunft nicht näher aus. — Wie ich schon in meiner ersten Arbeit darlegte, entsteht der Limbus Viuessenii durch Einstülpung der medialen Vorhofswand direkt rechts



neben dem Septum atriorum. Bewirkt wird diese Einschnürung, wie sich auf Durchschnitten (Fig. 4 und 5) leicht nachweisen lässt, durch den tief zwischen beide Vorhöfe sich einbettenden Truncus arteriosus. —

Bei den placentalen Säugern allerdings gewinnt der Limbus wohl sekundär ein selbständiges, wenn auch geringgradiges Wachstumsvermögen, indem er hier als Hilfsapparat zur definitiven Scheidung der Vorhöfe herangezogen wird. Bei Kaninchen entsteht der Limbus zuerst bei Embryonen von 8 mm Körperlänge. Mit BORN's Angabe (pag. 312) stimmt dies genügend überein. Der Limbus entsteht zuerst an der vorderen oberen Vorhofswand und greift später mit seinen Ausläufern auf die obere und speciell auch auf die untere Vorhofswand über. — Entsprechend seiner Genese entsteht der Limbus (Fig. 4) aus quergestreiften Herzmuskelementen. Von der Aorta her erstreckt sich mehr oder weniger tief ein Keil pericardialen Bindegewebes hinein zum Zeichen dessen, dass diese jetzt in der Tiefe liegenden mittleren Partien früher der Vorhofsoberfläche angehörten (Fig. 4 und 5).

Der hintere Abschluss des Limbus Vieussenii zum Annulus wird, wie schon erwähnt, bei placentalen Säugern durch Verwachsung mit den Ausläufern der linken Sinusklappe erzielt, welche ihrerseits meist wieder dem Septum atriorum anliegt und mit ihm verwachsen ist. Bei Edentaten, wo die linke Klappe als solche regelmäßig zu persistiren scheint, lassen sich diese Verhältnisse sehr gut verfolgen. Der untere Ausläufer der linken Sinusklappe gelangt in manchen Fällen nicht vollständig zum Anschluss an den Limbus, sondern vereint sich zuvor mit dem oben erwähnten bindegewebigen Septum Sinus venosi. An solchen Stellen ist dann der Annulus immer mehr oder weniger unterbrochen! —

An den Stellen, wo der Limbus mit dem Septum atriorum frühzeitig verwächst, zur Zeit, wo das Endocard noch sehr dünn ist, ist diese Verwachsung eine so innige, dass die beiderseitigen Muskelzüge direkt in einander überzugehen scheinen (Fig. 4). Dies ist speciell an der oberen und theilweise an der vorderen Vorhofswand der Fall. An der unteren Vorhofswand dagegen, zwischen den beiden Atrioventricularostien, sind die beiderseitigen Muskelemente durch eine breite, aus der Tiefe aufsteigende, nach oben spitz keilförmig zulaufende Bindegewebsschicht getrennt, welche zum Annulus fibrosus der Autoren gehört und speciell an den genannten Stellen wohl von der früher erwähnten Endocardverdickung am freien Rande

des Septum atriorum herzuleiten ist. Das regellose Durcheinander von Muskelgewebe und Sinusgewebe an den Verwachungsstellen mit den Ausläufern der linken Klappe ist schon oben kurz erwähnt. — — —

Was die Entwicklung der Lungenvenen betrifft, so sind meine Angaben im Wesentlichen von BORN bestätigt worden. Die zuerst einfache Lungenvene entsteht sehr frühzeitig zugleich mit dem Septum atriorum als feines kapilläres Gefäß und mündet von Anfang an links vom Septum, an der Stelle, wo die beiden Muskelblätter des Vorhofs zuletzt sich schließen, in der hinteren unteren Ecke. Es ist sehr schwer zu entscheiden, ob an dieser Stelle zwischen den beiden Muskelblättern eine Spalte bleibt, wie BORN dies annimmt; oder ob auch hier die Muskelplatten völlig verwachsen und sodann erst an der erwähnten Stelle der geschlossene Muskelbelag des Vorhofs von der Lungenvene durchbrochen wird. Ich selbst möchte mich nach Beobachtungen, die ich bei Myotusembryonen machte und auch aus vergleichend-anatomischen Gründen lieber für letztere Ansicht entscheiden.

Bezüglich der weiteren Entwicklung kann ich meine früheren Angaben wiederholen! Die Lungenvene durchsetzt in schiefer Richtung die Wurzel des Septum atriorum, so dass ihre Einmündung in den linken Vorhof sich ureterartig gestaltet. Nach der Lunge zu theilt sich der einfache Venenstamm doppelt dichotomisch. Die vier dichotomen Äste werden zu den vier sekundären Lungenvenen, indem der Stamm und die beiden Hauptäste einander und dem Vorhofe näher rücken und zuletzt ganz in den linken Vorhof aufgenommen werden.

Ich halte es nicht für richtig, wenn BORN bezüglich der definitiven Entwicklung von wesentlichen Unterschieden zwischen dem Menschen und Nagern redet. Meiner Meinung nach soll man nur dann eine einheitliche Lungenvene annehmen, wenn ihr Stamm außerhalb des Pericards, also bei äußerer Betrachtung einheitlich erscheint! Dies ist nun bei Säugern nie der Fall! Immer sind der Endstamm und zumeist auch die ersten Gabeläste ins Lumen des linken Vorhofs einbezogen. Ob nun die sekundären Venen dicht neben einander münden in einen kurzen gemeinsamen Raum, der früher Venenstamm war, jetzt aber in den Vorhof einbezogen ist, oder ob dieser ursprüngliche Endstamm noch ausgedehnter in den Vorhof einbezogen wird, indem die sekundären Venen aus einander rücken und auch die ersten Theiläste noch in die Vorhofswand

einbezogen werden, das ist für die einheitliche Auffassung des ganzen Processes gleichgültig! Es giebt allerdings diesbezügliche Unterschiede zwischen Mensch und Kaninchen. Dieselben sind jedoch nur graduell, nicht principiell, und es finden bei Säugern die mannigfachsten Übergänge statt. So stehen die Fledermäuse bezüglich ihrer Lungenvenen auf derselben Stufe wie Kaninchen, während die meisten Marsupialien, Affen u. a. sich mehr dem Menschen nähern!

Richtig und dem Angeführten zufolge selbstverständlich ist die Bemerkung von BORN, dass beim Menschen der zwischen den Mündungen der Lungenvenen liegende Raum der *Mm. pectinati* entbehrt und ursprünglich Venenwand war, ähnlich wie rechts der Sinusraum. Auch in der histiologischen Struktur dieser Theile spricht sich ein ähnliches Verhalten aus. — — —

Bezüglich der Scheidung der Ventrikel und des Aortenbulbus ist BORN gleich mir zu wesentlich denselben Resultaten gekommen wie früher His. Einige Punkte hebt er diesem gegenüber mit Recht schärfer hervor, so besonders den Punkt, dass sich das *Septum ventriculorum* mit dem rechten Rande der verschmolzenen Endocardkissen und nicht mit dem »Septum intermedium« verbindet. Der Anfang der Aorta kommt somit zwischen die beiden venösen Ostien zu liegen und bildet einen schief von links nach rechts aufsteigenden kaminartigen Raum, der links von den verschmolzenen Endocardkissen, rechts vom Bulbusseptum = *Septum aorticum* begrenzt wird.

Das Ostium interventriculare wächst ganz in der von BORN beschriebenen Weise über das Niveau der Atrioventricularostien empor; sein Rest wird in den Ursprung der Aorta einbezogen und durch die vom distalen nach dem proximalen Ende zu fortschreitende Verwachsung der Bulbuswülste bindegewebig geschlossen. So entsteht die bekannte *Pars membranacea septi ventriculorum*. — Der Verschluss der *Pars membranacea* ist der Schlussstein in der definitiven Scheidung des primitiven einfachen Herzschauches in die vier sekundären Herzkammern, wie wir sie bei Säugern und Vögeln finden. Bei Kaninchen von 12½ mm Körperlänge ist der Abschluss erreicht! Bei den Reptilien ist dies noch nicht der Fall, selbst bei den hochentwickelten Krokodilen fehlt der Abschluss des Restes vom Ostium interventriculare, welches hier *Foramen Panizzae* genannt wird.

Über die Atrioventricularklappen habe ich in meiner ersten

Arbeit keine näheren Untersuchungen angestellt. Erst in letzter Zeit versuchte ich dem Thema näher zu treten und kam dabei sowohl auf Grund vergleichend-anatomischer als auch embryologischer Untersuchungen zu ganz ähnlichen Resultaten wie GEGENBAUR<sup>1</sup> und BERNAYS<sup>2</sup>. Es freut mich, dass auch BORN im Gegensatze zu HIS bezüglich dieses Punktes zu denselben Anschauungen gekommen ist. Wie HIS sich die sekundäre Verwachsung der Mm. papillares mit dem freien Rande des eingestülpten Ohrkanales vorstellt, ist mir nie recht klar geworden. Eine Einstülpung des Ohrkanales in der Weise, wie HIS es beschreibt, existirt nicht, wie BORN ganz richtig bemerkt. Der Ohrkanal wird ganz passiv in den Ventrikel einbezogen, indem dessen Wände rings herum ihn gewissermaßen überwachsen. Dadurch wird allerdings später eine Schicht pericardialen Bindegewebes in die spätere Furche zwischen Vorhöfe und Ventrikel einbezogen; mit der Bildung der Atrioventricularklappen jedoch hat diese direkt nichts zu schaffen.

Dieselben bestehen in ihren ersten Anfängen aus den Endocardwülsten, welche den Ohrkanal ringförmig ausfüllen. Nun findet eine Differenzirung derart statt, dass besonders an zwei gegenüberliegenden Stellen die Endocardwucherung besonders stark hervortritt. Es entstehen die beiden Atrioventricularlippen nach LINDS, welche das Ostium spaltförmig einengen. Man bezeichnet dieselben am besten als ventrale (nach BORN = obere) und dorsale (= untere). An den beiden Enden des spaltförmigen Ostiums bleibt natürlich ebenfalls, wenn auch in geringerem Maße, die Endocardwucherung fortbestehen. Nach der Verschmelzung des dorsalen Kissens mit dem ventralen haben wir nun zwei Ostia venosa und an der medialen Seite jedes desselben je eine, aus Endocardwucherung bestehende Klappe. Aus je zwei Hälften der früheren dorsalen und ventralen Klappe sind nämlich nun zwei neue Klappen, eine linke und eine rechte geworden, von denen die linke wie ein Vorhang über den Ursprung der Aorta herabhängt und die Grundlage abgiebt zum medialen Zipfel der Mitralis, die rechte wird zum medialen Zipfel der Tricuspidalis. —

Der laterale Zipfel der Mitralis, sowie die beiden lateralen der Tricuspidalis haben ihre Anlage in dem verdickten Endocard des

<sup>1</sup> C. GEGENBAUR, Zur vergleichenden Anatomie des Herzens. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. II. 1876.

<sup>2</sup> A. C. BERNAYS, Entwicklungsgeschichte der Atrioventricularklappen. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.

Ohrkanales, welches nicht mit zur Bildung der Atrioventricularlippen verwandt wird und zu beiden Seiten des spaltförmigen Ostium venosum commune liegt<sup>1</sup>. BORN's Anschauung von der Verwendung der hinteren Bulbusleiste zu einem Mitralzipfel kann ich nicht billigen, glaube vielmehr, dass der untere Theil des hinteren Bulbuswulstes lediglich zur Bildung der Semilunarklappen verwendet wird.

Wir haben somit eine rein endocardiale, bindegewebige Anlage der Atrioventricularklappen, das Stadium I von BERNAYS. Die Entwicklung der weiteren drei Stadien finden sodann ganz in der von BERNAYS beschriebenen Weise statt.

Die Ventrikelhöhlen werden ausgedehnt auf Kosten der angrenzenden Muskelbalken, welche nach und nach resorbirt werden. Die Balken, welche mit den bindegewebigen Klappen zusammenhängen, bleiben ausgespart und bilden die späteren Mm. papillares und Chordae tendineae. Die Muskelbalken, welche in der horizontalen Verlängerung der Klappen rings um die Ostia liegen, bleiben als zusammenhängende Platte bestehen. Der Blutstrom unterwühlt dieselbe gleichsam mehr und mehr und würde sie in den Vorhof zurückdrängen, wenn nicht überall aus der Tiefe die senkrecht darauf gerichteten Papillarmuskeln Halt gewährten. Bei dieser Unterwühlung der nunmehr größtentheils muskulösen Klappen werden natürlich sekundär durch Aneinanderlagerung Vorhofsmuskulatur, sowie die Enden der zwischen beiden liegenden früher erwähnten pericardialen Schicht mit in die Klappen einbezogen. Zuletzt folgt die bindegewebige resp. sehnige Umwandlung der Muskelelemente in den Klappen sowohl als auch in den Chordae tendineae.

Die früheren bindegewebigen Anlagen erhalten sich nach BERNAYS am freien Klappenrande mehr oder minder regelmäßig als kleine Knötchen. Ferner sind die beiden medialen Zipfel der Vae. mitralis und tricuspidalis in ihren mittleren Partien größtentheils als aus den primären bindegewebigen Klappen hervorgegangen zu denken. Aus Muskulatur entstanden sind nur ihre Randpartien, die mit den Papillarmuskeln zusammenhängen.

München, 8. Juli 1889.

---

<sup>1</sup> Auf Grund neuerer Untersuchungen glaube ich jetzt annehmen zu müssen, dass die erste Anlage dieser Klappenzipfel ausschließlich muskulären Ursprunges ist, also mit dem zweiten Stadium von BERNAYS beginnt. Näheres hierüber folgt in einer demnächst erscheinenden größeren Arbeit.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XVI.

- Fig. 1. Schnitt durch die Valvula Eustachii, dicht unter der Einmündung der V. cava inferior, von einem menschlichen Fötus aus dem fünften Monate.

Man sieht von links her das aus einem Gemisch von Bindegewebe und Herzmuskelzellen bestehende Sinusgewebe, von rechts her die Muskelwand des rechten Vorhofs zur Bildung der EUSTACHI'schen Klappe zusammentreten. Von *u* an bis zum freien Rande hatte die Klappe selbständiges Wachsthum angenommen und ist dieser Theil nicht durch Einstülpung entstanden wie der basale. HARTNACK 4. Ocul. 1.

- Fig. 2. Schnitt durch dasselbe Herz, den eigenthümlich fingerförmigen Übergang von Sinusgewebe in Herzmuskelgewebe zeigend.

*a* Sinusgewebe, *c* Pericard,  
*b* Blutgefäße, *d* Herzmuskelgewebe des Vorhofs.

HARTNACK 7. Ocul. 1.

- Fig. 3. Schnitt durch dasselbe Herz (Theil von Fig. 5).

Es ist der Ursprung des Septum atriorum mit dem anliegenden Theile des Annulus Vieussensii resp. der linken Sinusklappe getroffen an der Grenze von hinterer und unterer Vorhofswand. Nach links geht die Muskulatur des Septum atriorum (*S.a*) direkt in diejenige des linken Vorhofs über.

Das halbkugelige Gebilde bildet den Rest der linken Sinusklappe und besteht aus einem regellosen Durcheinander von Sinusgewebe (*d*), Gefäßen (*b*), längs- und querverlaufenden Muskelzügen (*c' c*). HARTNACK 4. Ocul. 1.

- Fig. 4. Septum atriorum (*S.a*) beim Übergang in den Limbus Vieussensii (*L. Vi*) unterhalb des Foramen ovale. Schnitt durch dasselbe Herz.

Die beiderseitigen Muskelzellen lagern sich direkt an einander (bei *u*). Bei *L. Vi* erstreckt sich das Ende des pericardialen Bindegewebskeiles von der Aorta her in den Limbus herein. HARTNACK 7. Ocul. 1.

- Fig. 5. Herzdurchschnitt eines fünfmonatlichen Menschenfötus unterhalb der Mündung der Vena cava inferior und des Foramen ovale.

*S.a* Septum atriorum, *R.Vh* rechter Vorhof,  
*L.Vi* Limbus Vieussensii, *L.Vh* linker Vorhof,  
*Va.s* linke Sinusklappe, *A* Aorta,  
*Va.E* Valvula Eustachii, *P* Pulmonalis.

Vergr. 4.

- Fig. 6. Schnitt durch das Septum atriorum (Valvula foraminis ovalis) von einem 25jährigen Manne.

Man sieht die mittlere Muskelmasse nicht mehr zusammenhängend wie beim jungen Fötus, sondern in einzelne theils längs-, theils quer-, theils schiefverlaufende Bündel zerlegt, welche durch Bindegewebe von einander getrennt sind. Dazwischen trifft man hier und da Gefäßquerschnitte. Das Endocard ist beträchtlich verdickt und enthält dichte Netze von elastischen Fasern, welche nach HERXHEIMER's Methode schwarz gefärbt sind. Diese elastischen Fasernetze dringen im Allgemeinen nicht zwischen die Muskelbündel ein. Nur an einer Stelle zieht ein breites Band elastischer Fasernetze quer durch die ganze Breite des Septum von einem Rande zum anderen durch. An dieser Stelle hat vielleicht früher eine Durchbrechung bestanden, welche später durch Endocard ausgefüllt wurde. HARTNACK 4. Ocul. 1.

---

# Über Entwicklung und Wachsthum der Schneidezähne bei *Mus musculus*.

Von

**Dr. Friedrich Roetter,**  
prakt. Zahnarzt in Auebach.

---

Mit Tafel XVII.

---

## Einleitung.

Der Bau und die Entwicklung der Schneidezähne ist schon öfters als Gegenstand der Untersuchung behandelt worden und manche Forscher hatten bei der Beantwortung dieser Frage Gelegenheit, unsere Kenntnisse über diese Organe zu bereichern, indessen andere, die Wichtigkeit der ontogenetischen Betrachtung verkennend, zu auffallenden und unglaublichen Ansichten gelangten. Trotzdem in letzter Zeit v. BRUNN die widerspruchsvollen Angaben der Litteratur corrigirt und ein den Thatsachen mehr entsprechendes Bild von der histologischen Beschaffenheit des persistirenden Schmelzorgans der Schneidezähne gegeben hat, erschien es mir doch angezeigt, die Frage nochmals aufzunehmen und auf Grund eigener Beobachtung eine Gesamtdarstellung, besonders auch der entwicklungsgeschichtlichen Prozesse bei der Bildung der Schneidezähne zu entwerfen.

Die nachfolgenden Untersuchungen wurden auf Veranlassung des Herrn Dr. FLEISCHMANN im zoologischen Institut der Universität Erlangen im vorigen Jahre begonnen und während zwei Semester durchgeführt.

Ich erfülle nur eine angenehme Pflicht, wenn ich Herrn Prof. SELENKA, der mir in liebenswürdiger Weise die Hilfsmittel des zoologischen Instituts zur Verfügung stellte, meinen innigsten Dank ausspreche.



Besonderen Dank aber schulde ich Herrn Privatdocenten Dr. FLEISCHMANN, der mir bei Bearbeitung dieses Themas unverdrossen an die Hand ging und mit Rath und That meine Fortschritte überwachte.

Als Untersuchungsmaterial dienten zahlreiche Embryonen und ausgewachsene Exemplare der weißen Maus (*Mus musculus* var. *albus*) und der Waldmaus (*Mus silvaticus*), die für frühere Untersuchungen des Herrn Professor SELENKA gesammelt und im Institute aufbewahrt waren. Dieselben waren in Pikrinschwefelsäure konservirt und in Alkohol gehärtet worden. Ganze Köpfe älterer Embryonen und ausgewachsener Thiere habe ich, bevor ich sie in Schnittserien zerlegte, unter Vermeidung von allzu starker Diffusion, in Wasser zurückgebracht und sie dann ein bis zwei Tage lang in 10%ige Salpetersäure gelegt, um sie nach der Angabe von RETZIUS zu entkalken.

Nachdem die Säure ausgewaschen und die Objekte in Alkohol übergeführt waren, wurden sie meist in Boraxkarmin durchgefärbt, hierauf längere Zeit mit angesäuertem Alkohol behandelt und durch allmähliche Steigerung des Alkoholgehaltes der Aufbewahrungsflüssigkeit entwässert. Danach wurden sie in Toluol aufgehellt und in Paraffin eingeschmolzen. Um Übersichtsbilder zu gewinnen, wurden auch junge Zahnsäckchen frei präparirt und in Kanadabalsam eingeschlossen.

Da A. v. BRUNN<sup>1</sup> die jüngeren Arbeiten von LÖWE und GILLAVRY einer eingehenden Kritik bereits gewürdigt hat, so erübrigt mir nur, einen kurzen Rückblick auf die früheren Untersuchungen zu werfen, bevor ich den Bericht über meine eigenen Befunde beginne.

Bereits 1835 hat RASCHKOW<sup>2</sup> ein innerhalb des Zahnfleisches sitzendes Schmelzorgan nachgewiesen und 1837 vermuthete RETZIUS<sup>3</sup>, dem hauptsächlich an den Vorderzähnen des Biber und Hasen die Schmelzbedeckung des ganzen Zahnes auffiel, dass allen Nagern ein persistirendes Schmelzorgan zukomme. Er sagt: »Es ist bekannt, dass diese Zähne, besonders die Vorderzähne, die ganze Lebenszeit

<sup>1</sup> A. v. BRUNN, Ausdehnung des Schmelzorgans und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXIX.

<sup>2</sup> J. RASCHKOW, Meletemata circa Mammalium dentium evolutionem. Vratislaviae 1835.

<sup>3</sup> RETZIUS, Bemerkungen über den inneren Bau der Zähne mit besonderer Rücksicht auf den im Zahn vorkommenden Röhrenbau. MÜLLER's Arch. 1837. pag. 542.

zu wachsen fortfahren, ohne sich im Alveolarende zu schließen, so dass ein solcher Zahn, welcher in Folge einer fehlerhaften Richtung nicht abgenutzt worden ist, mehrfach länger wird, als er zuerst aus der Alveole hervorgekommen war. Die Schmelzbildung bei diesen Zähnen geht so lange fort, als die Bildung des Zahnknochens, woraus man den Schluss ziehen darf, dass der Schmelz sich nicht allein innerhalb des eigentlichen Folliculus dentis bilde, sondern dass auch ein schmelzbildendes Organ die ganze Lebenszeit hindurch auf dem Boden der Alveole zu existiren fortfahren könne.

Späterhin machte OWEN<sup>1</sup> auf das Schmelzorgan aufmerksam, während ERDL<sup>2</sup> sich nur mit dem anatomischen Bau des fertigen Zahnes beschäftigte.

KÖLLIKER<sup>3</sup> erwähnt des Schmelzorgans und des fortwährenden Wachstums der Pulpa der Schneidezähne der Nagethiere nur ganz kurz und bemerkt, dass nach eigener Untersuchung beim Kaninchen das Schmelzorgan denselben Bau während des ganzen Lebens aufweise, wie vor dem Durchbruch des Zahnes, nur dass das Gallertgewebe fehle. Die eingehendsten Untersuchungen über dieses Thema wurden von WENZEL<sup>4</sup> gemacht. In dieser außerordentlich genauen Arbeit giebt derselbe im Allgemeinen die richtige Beschreibung der später zu erörternden merkwürdigen Verhältnisse. Die abweichenden Angaben, welche in den neueren Untersuchungen sich finden, erklären sich nur durch die Hilfe einer vervollkommneteren Technik, als sie WENZEL zu Gebote stand.

## I. Die Anlage der Schneidezähne.

Ich will gleich zum Eingang bemerken, dass die folgende Darstellung sich nur auf die Schneidezähne des Unterkiefers bezieht, um Verwechslungen und Schwierigkeiten der Bezeichnung zu vermeiden.

Als jüngstes Stadium der Zahnanlage finden wir in der Mundhöhle der weißen Maus eben so wie bei der Entwicklung der Säugethierzähne überhaupt, die Zahnfurche, welche als eine Einstülpung

<sup>1</sup> OWEN, Odontografy. pag. LXII und 399.

<sup>2</sup> M. ERDL, Untersuchungen über den Bau der Zähne bei den Wirbeltieren, insbesondere bei den Nagern. Abhandlungen der math.-physik. Klasse der Akademie der Wissenschaften zu München. Bd. III. 1843.

<sup>3</sup> KÖLLIKER, Mikr. Anatomie. Bd. II. 1852. pag. 117.

<sup>4</sup> WENZEL, Untersuchungen über das Schmelzorgan und den Schmelz, insbesondere bei den dauernd wachsenden Zähnen der Nagethiere. Archiv für Heilkunde. 1868.

des Mundhöhlenepithels entsteht. Dieselbe setzt sich aber hier, im Gegensatz zur Zahnanlage anderer Thiere, nicht in die Furche fort, von welcher aus sich die Backzähne entwickeln.

Die Schneidezähne der weißen Maus entstehen also aus einer isolirten Epitheleinbuchtung, die an der vorderen inneren Seite des Unter- bzw. Oberkiefers halbmondförmig gebogen liegt und den Mutterboden für die beiden Schneidezähne darstellt. Vom Boden dieser aus Ektodermzellen bestehenden Rinne senkt sich alsbald ein (bzw. zwei) schmaler Fortsatz in das unterhalb liegende Bindegewebe der Unterkieferanlage herab, der als Schmelzkeim bekannt ist. Bei den Schneidezähnen wächst derselbe nicht gerade in die Tiefe vor, sondern er ist schräg nach hinten und außen gerichtet. Ein Vergleich mit der Wachstumsrichtung der Backzahnanlagen (s. Taf. XVII Fig. 1 und 2) zeigt bei diesen ein ähnliches Verhalten. Man kann daher mit gutem Rechte behaupten, dass die erste Anlage der Schneide- und Backzähne der weißen Maus in völlig entsprechender Weise geschehe. Es existirt zwischen den beiden Zahnarten, die später in auffallender Weise unterschieden zu sein scheinen, bei der ersten Anlage eine bedeutende Ähnlichkeit und ich werde im Verlauf der Darstellung nachweisen, dass sich auch im weiteren Entwicklungsprocesse mannigfache Homologien erkennen lassen.

Schon in dem frühen Stadium, wo vom Mundhöhlenepithel eine ganz geringe Einsenkung gegen die Kieferanlage gerichtet ist, lässt sich unterhalb derselben eine Verdichtung des Mesodermgewebes erkennen, indem dessen Zellen sich enger zusammendrängen und dieser Stelle eine erhöhte Färbbarkeit verleihen; sie erscheint im Querschnitte wie ein halbmondförmiger Hof. Das ist die erste Anlage der Zahnpapille.

Der Schmelzkeim breitet sich über die Mesodermverdichtung zunächst stempelförmig aus, um sie später als schalenförmige Bedeckung zu umfassen. Nun wächst die Papille entsprechend der Ausdehnung des Schmelzkeimes ebenfalls in die Länge und zwar gegen den Kieferwinkel zu; weil jedoch ihre Wachstumsenergie bedeutend geringer ist als die des Schmelzkeimes, so wird sie durch die rasche Ausbreitung des letzteren überholt und glockenförmig von ihm überdeckt. So entsteht die Schmelzkappe.

WENZEL vermuthet, dass das embryonale Schmelzorgan nicht wie bei anderen Zähnen den Zahnkeim, d. h. die Zahnpapille, von allen Seiten her kuppelförmig überdecke, sondern sich nur an der

vorderen ventralen Seite vorfinde, d. h. an der Stelle, wo er am ausgewachsenen Zahn das persistirende Schmelzorgan nachgewiesen. Allein v. BRUNN hat schon mit Bestimmtheit angegeben, dass der Schneidezahn ein kappenförmiges Schmelzorgan mit gleichmäßiger Ausbreitung an der vorderen und hinteren Fläche besitzt. Seine Zeichnungen beweisen unzweifelhaft, dass der Schneidezahn hierin nicht von der allgemeinen Regel abweicht.

Was nun die Zahnpapille betrifft, welche später die Dentinbildung übernimmt und deshalb auch Dentinkeim genannt wird, so zeigt sich ihre erste Anlage, wie oben erwähnt, als dunkler, glockenförmiger Hof um den Grund des Schmelzkeimes. Während nun ein Theil, und zwar der mittlere dieser Anlage, papillenartig dem Schmelzkeim entgegenwächst, wächst der äußere Rand der unten verbreiterten Papille nach oben und umgiebt den Dentinkeim und das kuppelförmig sich über diesen ziehende Schmelzorgan mit einer Bindegewebs-hülle, welche das Zahnsäckchen nach außen abgrenzt. Nur zu Anfang der Zahnbildung ist dieses Zahnsäckchen deutlich ausgeprägt; später, bei weiter vorgeschrittener Zahnanlage, lässt sich eine kapselartige Bindegewebslage um dieselbe nicht mehr deutlich abgrenzen.

Das Zahnsäckchen der Schneidezähne bewahrt auch weiterhin seinen schräg nach hinten gerichteten Verlauf, der schon in der ersten Anlage der Schmelzkappe erkennbar war. Es stellt einen langen cylindrischen Schlauch dar, der gegen die Ventralseite konvex gebogen ist, während seine konkave Krümmung aufwärts gegen die Mundhöhle geöffnet ist. Da die äußere Bindegewebslage des Säckchens das vordere Ende desselben nicht umgiebt, so bleibt es hier durch einen schmalen Fortsatz, den Hals des Schmelzorgans, mit dem Epithel der Mundhöhle in Verbindung. Während der Hals des Schmelzorgans bei der Bildung der Backzähne etwas zur Seite gedrängt und dünner wird, um beim Durchbruch zu Grunde zu gehen, bleibt er bei den Schneidezähnen auch noch nach dem Durchbruch derselben deutlich erhalten und vermittelt dann die Verbindung des persistirenden Schmelzorgans mit dem Mundhöhlenepithel. Die unterhalb des Halses liegende Spitze der Zahnanlage besitzt eine halbmondförmige Einbuchtung, welche wahrscheinlich die Anlage der Krone bezw. der Kaufläche darstellt.

Das lange Zahnsäckchen liegt während früher Embryonalzeit ausschließlich im Mesoderm der Unterkieferanlage auf der lateralen Seite des Unterkieferknorpels und ist nur durch ein schmales Bindegewebsseptum vom Knorpel getrennt. Das Säckchen reicht im

Unterkiefer etwa bis zum Winkel desselben, durchzieht also fast die ganze Länge des Unterkiefers; im Oberkiefer hingegen ist es von vorn herein bedeutend kürzer.

## II. Die histologische Differenzierung der Zahnanlage.

Nachdem die Schmelzkappe die Papille allseitig umwachsen hat, stellt sie eine ganz solide, cylinderförmige Hülle derselben dar, welche aus mehrfachen Schichten ektodermaler Zellen besteht. Allen bald treten neue Differenzierungen in dem Zellmaterial der Schmelzkappe auf und führen dahin, dass man deutlich drei verschiedene Zellformen unterscheiden kann.

Die inneren an der mesodermalen Zahnpapille anstoßenden Zellen verlängern sich zu schmalen, sechsseitigen Prismen und bilden von nun ab das während des ganzen Lebens bestehenbleibende innere Schmelzepithel, während die Elemente in der äußersten Schicht der Schmelzkappe zu flachen Zellplättchen sich umgestalten, die als äußeres Schmelzepithel bezeichnet werden. Zwischen äußerem und innerem Schmelzepithel liegen als Füllmasse der soliden Schmelzhaube mehrere Lagen von Zellen ohne besonders deutliche Schichtung, die ich kurzweg als Stützzellen bezeichnen will.

Das innere Schmelzepithel scheint in jüngeren Schmelzkappen aus mehreren Lagen cylindrischer oder besser gesagt kegelförmig in einander geschobener Zellen zu bestehen. Ich bin jedoch nicht ins Klare gekommen, ob ein solches mikroskopisches Bild in Folge eines schrägen Schnittes durch die gebogene Zahnanlage entsteht, oder ob wirklich die Lage der Schmelzzellen im Anfang mehrschichtig ist.

Das äußere Epithel weist anfänglich Zellen von mehr oder weniger kubischer Form auf, deren Tendenz auf die Abplattung gerichtet ist. Je älter die Zahnanlage, desto platter erscheinen diese Zellen.

Es ist bekannt, auch kann man dies auf Schnitten durch junge Mauseköpfe sehr leicht vergleichen, dass bei allen anderen Zähnen, deren Schmelzoberfläche einmal in ihrer definitiven Größe angelegt wird und sich nach dem Durchbruch des Zahnes nicht mehr vergrößern kann, die Stützzellen der Schmelzkappe eine Umformung erleiden. Sie führt dahin, dass die epitheliale Ordnung derselben vollkommen verloren geht und die Stützzellen selbst, durch Abscheidung von Flüssigkeit von einander getrennt, eine maschen- oder wabenförmige Anordnung erhalten. Von manchen Autoren wurde

dies Gebilde als Schmelzpulpa bezeichnet; im Allgemeinen hat man diesen Process als gallertige Entartung des Schmelzorgans betrachtet und das aus der Umwandlung entstehende Gewebe als eine besondere Art, als Gallertgewebe aufgefasst. Es ist wahrscheinlich, dass die besprochene Umwandlung der Schmelzstützzellen eine besondere physiologische Bedeutung hat und vielleicht die sekretorische Thätigkeit der eigentlichen Schmelzzellen unterstützt, indem sie denselben reichlich eiweißhaltige Flüssigkeit und Kalksalze zuführen. Wenn der Zahn ausgebildet und dem Durchbruch nahe ist, verliert die Schmelzgallerte ihren Reichthum an Flüssigkeit und geht während des Durchbruches zu Grunde. Da die gallertige Entartung der Schmelzkappe eine ganz allgemeine Erscheinung bei der Entwicklung der gewöhnlichen Schneide- und Backzähne ist, so wird dieser Process wahrscheinlich bei Bildung des Schmelzes eine sehr wichtige Rolle spielen.

In der Schmelzkappe der Schneidezahnanlage der Maus jedoch tritt eine solche gallertige Umbildung nicht ein; der histologische Differenzirungsprocess ist hier total verändert. Wohl lässt sich die Ursache der Modifikation verständlich machen durch den Hinweis auf die bedeutende Länge des Zahnsäckchens, die es ein für alle Mal unmöglich macht, dass das ganze Schmelzorgan beim Durchbruch des Zahnes abgestreift werde. Denn da die Schmelzkappe in der langen Kieferalveole sicher geborgen ist, so ist sie den beim Durchbruch des Zahnes erfolgenden mechanischen Störungen ganz entzogen und kann zu einem dauerhaften Gewebe umgebildet werden, das während des ganzen Lebens erhalten wird. Eine vergleichende Umschau in den Gewebsarten der Säugethiere lehrt ferner, wie wenig ein stark mit Flüssigkeit infiltrirtes Gewebe, ähnlich dem Gallertgewebe des Schmelzkeimes oder dem Gewebe des Nabelstranges den Bedingungen der Lebensprocesse im Säugethierkörper entspricht. Aus diesen Gründen muss in dem persistirenden Schmelzorgan der Nagezähne die Umbildung der Stützzellen in gallertiges Wabenwerk unterbleiben.

Verfolgen wir nun näher die Differenzirung der Stützzellen in einem Schneidezahnsäckchen, das fast die ganze Länge des Unterkiefers durchgewachsen hat. An demselben ist ein merklicher Unterschied in der Dicke der Schmelzkappe zu bemerken, da ihre dorsal gebogene konkave Wand viel dünner geworden ist als die ventrale konvexe Wandung. An der dorsalen Seite liegen zwischen äußerem und innerem Schmelzepithel nur ein bis zwei Schichten von Stützzellen, unten jedoch drei bis vier Lagen. Je älter die Schmelzkappe

wird, desto mehr verdünnt sich deren obere Wand, bis sie zu einer einschichtigen Zelllage geworden, die nur schwer nachweisbar ist. Sie mag zunächst außer Acht bleiben, um nur die Differenzirungen in der ventralen Wand der Schmelzkappe hervorzuheben. — Unterhalb des inneren Schmelzepithels wird schon sehr frühe eine gute epithelial geordnete Schicht von kubischen Zellen erkennbar, die durch ihre stärkere Färbbarkeit ausgezeichnet sind. Fig. 5 illustriert diese Angabe.

Diese Schicht, welche ich kurzweg als kubisches Stützepithel des Schmelzorgans bezeichnen will, bleibt definitiv erhalten, so dass sie auch am bleibenden Schmelzorgan leicht nachzuweisen ist. Die Ausbildung des einschichtigen Stützepithels erfolgt aber nicht bloß in der Schmelzkappe der Nagezähne, sondern es lässt sich auch im Schmelzorgan der Backzähne bei der weißen Maus eine entsprechende Zellschicht unterhalb der Schmelzzellen erkennen. Man hat dieselbe schon frühzeitig kennen gelernt und HANNOVER<sup>1</sup> hat sie bereits als *Stratum intermedium* bezeichnet; seitdem wurde sie bei verschiedenen Säugethieren immer wieder beschrieben. Man darf sie desshalb als allgemein vorkommende Bildung betrachten, die nur in der Stärke ihrer Entwicklung verschiedene Modifikationen aufweist. Während nämlich in den Schmelzkappen der Maus — mögen sie nun Back- oder Nagezahnanlagen überdecken — stets nur ein einschichtiges *Stratum intermedium* vorhanden ist, finden sich z. B. bei der Katze und beim Schaf mehrfache Zelllagen. Aus dem allgemeinen Vorkommen darf man wohl eine wichtige Funktion dieses Stützepithels ableiten. Zwischen demselben und dem äußeren Schmelzepithel liegen immer noch mehrere Lagen von Stützzellen. Eine Differenzirung in leicht erkennbare Schichten mit epithelialer Ordnung tritt in jenen nicht ein, doch beherrscht jedenfalls ein bestimmtes Gesetz die gegenseitige Lagerung in ihnen. Obwohl ich darüber keine präzisen Angaben machen kann, muss ich doch an dieser Anschauung festhalten, da, wie sich später zeigen wird, bestimmt geformte Theile des Schmelzorgans aus den in Rede stehenden Stützzellen hervorgehen. — Entsprechend der fortschreitenden Entwicklung des Schneidezahnes, besonders seines Wachstums in die Dicke, nimmt die Stärke der Stützzellenlage ab. Ihre weitere Umbildung muss jedoch im Zusammenhange mit dem Schicksal des äußeren Schmelzepithels betrachtet werden.

<sup>1</sup> HANNOVER, Die Entwicklung und der Bau des Säugethierzahnes. *Nova Acta Acad. Caes. Leop. Nat. Curios.* 1856.

Schon oben habe ich die platte Form der Zellen im äußeren Schmelzepithel hervorgehoben und bemerkt, dass jene sich an älteren Schmelzkappen immer mehr abflachen. Unterdessen verändert sich auch die Gestalt des gesammten äußeren Epithelblattes an der Ventralseite. Während dasselbe in frühem Entwicklungsstadium als glatte zellige Membran das cylinderförmige Schmelzorgan umhüllte, erheben sich in späterer Zeit kleine Falten und Leisten (s. Taf. XVII Fig. 3) auf derselben, welche der Schmelzkappe bei oberflächlicher Betrachtung ein gebuchtetes Aussehen verleihen. Ein Vergleich mit den nebenliegenden Backzahnsäckchen lässt den gleichen Vorgang auch an diesen erkennen. Dort ist besonders oberhalb der Krone die äußere Epithelwand stark gefaltet und in ihre Faltenräume sieht man mesodermales Gewebe eindringen (vgl. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879. pag. 816). Man darf vielleicht in der Gestaltveränderung der äußersten Zelllage des Schmelzkeimes einen histologischen Vorgang erblicken, der die Grundlage für eine bessere Ernährung der Schmelzpulpa und dadurch für eine raschere Funktion der Schmelzzellen selbst liefert. Jedenfalls wird durch die Faltenbildung die Oberfläche der Schmelzkappe bedeutend vergrößert und einer reichlicheren Umspinnung derselben durch Blutgefäße Gewähr geleistet.

Unterhalb des gefalteten äußeren Schmelzepithels liegt die vorhin besprochene Lage der Stützzellen. Diese erhalten ebenfalls mehr flache Formen und folgen dann in schmiegsamer Weise den Faltungen der äußeren Epithelmembran, indem sie sich deren Falten und Buchten anlegen. Der Faltungsprocess wirkt darum auch auf die Ordnung der äußeren Stützzellen und ruft an ihnen eine leistenförmige Zusammenlagerung hervor.

Die Schmelzkappe dieses Entwicklungsstadiums besteht, um kurz zu rekapituliren:

- 1) aus dem cylindrischen Schmelzepithel, das an der Zahnpapille ansteht;
- 2) dem darunter liegenden einschichtigen kubischen Stützepithel;
- 3) den in Leisten zusammengeschobenen äußeren Stützzellen;
- 4) der gefalteten äußeren Schmelzepithellage.

### III. Die Ausbildung des persistirenden Schmelzorgans.

Die Schmelzkappe bildet um die mesodermale Zahnpapille einen allseitig geschlossenen cylindrischen Mantel, der bis an den Grund



derselben reicht. Wenn der Zahn jedoch das mittlere Maß seiner Größe erreicht hat, zeigen sich die Zellenlagen der Schmelzkappe, welche dorsal die Zahnpapille bedecken, nicht so dicht zusammengedrängt und nicht zu so bedeutender Größe entwickelt als die Schmelzzellen auf der ventralen Seite, wo später das persistierende Schmelzorgan sich befindet. Während sich ventralwärts das innere Schmelzepithel zu langen Cylinderzellen differenzirt, unterbleibt dorsal der gleiche Sonderungsprocess; es mangelt von Anfang an den auf der dorsalen Seite der Papille gelegenen Zellen die cylindrische Gestalt, und die weitere Entwicklung in der dorsalen Wand der Schmelzkappe führt zu einer weitschichtigeren Lagerung und Verkleinerung der Zellen. Darum entsteht, sobald man ältere Zahnsäckchen oberflächlich studirt, der Eindruck, als sei die ganze dorsale Hälfte der Schmelzkappe geschwunden, während die ventrale Hälfte in hohlrinnenartiger Form bestehen geblieben sei, um in ihre Funktion als lebenslänglicher Schmelzbildner einzutreten. v. BRUNN giebt an, dass sowohl an der hinteren wie an den Seitenflächen des Schneidezahnes das Schmelzepithel, mit Ausnahme des am weitesten nach hinten gelegenen Theiles, vom Bindegewebe durchwachsen werde, welches vom Knochen bis zur oberflächlichen Schicht des neugebildeten Dentins gehe und die Verbindung beider herstelle. Er hebt diesen Durchwachsungsvorgang ganz besonders hervor, weil eine einzige Analogie sich nur noch bei der Bildung des Corpus luteum im Eierstock zwischen epithelialen Granulosazellen und dem Bindegewebe des Follikels nachweisen lasse. Genauere Beobachtung zeigt jedoch, dass eine solche Auffassung nicht festgehalten werden kann. Da sich in der dorsalen Wand der Schmelzkappe die innerste Lage nicht zu Cylinderzellen differenzirt, welche die Funktion der Schmelzbildung übernehmen könnte, so erfolgt auch die übrige histologische Umbildung in etwas anderer Weise als an der ventralen Seite und führt schließlich zu einem morphologisch verschiedenen Endresultat. Die Verschmälerung der dorsalen Schmelzkappe erfolgt hauptsächlich dadurch, dass ihre Zellen immer platter werden und so dünnere Zelllagen erzeugen. Es herrscht — ich möchte dies besonders hervorheben — in der dorsalen Wand der Schmelzkappe die gleiche Tendenz zur Abplattung, die oben schon an der ventralen Wand der Kappe nachgewiesen wurde, und der einzige Unterschied im Verlauf des gleichen Processes an den beiden verschiedenen Regionen ist nur der, dass in der unteren Wand zwei Zelllagen unter seine Herrschaft gebracht werden, nämlich das äußere Schmelz-

epithel und die äußeren Stützstellen, während an der oberen Wand der ganze Zellbestand abgeflacht wird. Dadurch erfolgt auch eine Änderung der Anordnung der Zellen, denn die früher dichter gedrängten cylindrischen Zellen werden in Folge der seitlichen Ausdehnung, welche ihr Plasmaleib durch die Abplattung erfährt, weiter aus einander geschoben. Als Endresultat erscheint die Schmelzkappe an der Dorsalseite zu einer dünnen Hülle der bereits mit Dentin umlagerten Zahnpapille zusammengedrückt, während sie an der ventralen Seite rinnenförmig verdickt, das persistierende Schmelzorgan darstellt. In gleichem Maße, wie sich nun auf der Oberfläche der Papille durch die Thätigkeit der Odontoblasten Dentin ablagert, verdünnt sich die dorsale Wand der Schmelzkappe, bis schließlich nur noch eine einschichtige Lage platter Zellen an die frühere Gegenwart einer Schmelzkappe auf der dorsalen Seite erinnert.

Dieser Darstellung zufolge kann von einem Durchwachsen des dorsalen Theiles durch Bindegewebe in der Weise, wie es v. BRUNN annimmt, nicht die Rede sein. Ich möchte bemerken, dass der exakte Nachweis der abgeplatteten dorsalen Schmelzkappe nicht leicht gelingt, da ich selbst lange Zeit mich von deren dauernder Erhaltung nicht überzeugen konnte, obwohl ich aus theoretischen Gründen deren Anwesenheit auch am ausgebildeten Zahn längst fordern musste. Letztere sollen in einem späteren Kapitel über das Wachsthum der Schneidezähne erörtert werden.

Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich mit Entschiedenheit die Behauptung vertreten, dass bei den dauernd wachsenden Zähnen der Nagethiere die ganze Schmelzkappe während des Lebens erhalten bleibt.

Es erübrigt nur noch den Bau des funktionirenden Schmelzorgans zu beleuchten (s. Taf. XVII Fig. 4). Dasselbe liegt während des ganzen Lebens der konvexen Wand des Schneidezahnes an und besitzt den gleichen Aufbau aus vier Schichten, dem inneren Schmelzepithel, dem kubischen Stützepithel, den Stützzellen und dem äußeren Schmelzepithel, welche sich bereits frühzeitig in der embryonalen Schmelzkappe ausbildeten.

Das innere Schmelzepithel besteht aus einer einschichtigen Lage von langgestreckten, prismatischen Zellen, deren Basis breiter ist als die obere, den Schmelz abscheidende Fläche. Indem die Zellen mit ihren Flächen dicht an einander liegen, gewinnt das ganze Schmelzepithel eine radiale Ordnung seiner Elemente, d. h. die Zellen stehen alle konvergierend auf der Schmelzfläche des Schneidezahnes.

Der ovale Zellkern liegt im unteren Drittel der Zelle nahe der Basis.

Durch genauere Untersuchungen ist die ältere Anschauung, dass die Schmelzprismen direkt durch Umwandlung der Schmelzzellen, welche verkalken sollen, entstehen, direkt widerlegt. Es bedarf kaum besonderer Erwähnung, dass im persistirenden Schmelzorgan der Schneidezähne mit Leichtigkeit diese Beobachtung gemacht werden kann. Denn auf wohlge gelungenen Schnitten sieht man deutlich je einer Schmelzzelle ein Schmelzprisma aufsitzen, das als Sekret derselben entstanden sein muss. Und die Kontinuität der Schmelzzellenlage lässt sich durchs ganze Organ sicher nachweisen.

Unterhalb derselben liegt eine zweite epitheliale Lage von kubischen Zellen, das kubische Stützepithel, auf welchem die Schmelzzellen direkt aufsitzen. Dasselbe dient wahrscheinlich der Ernährung der Schmelzzellen, vielleicht auch als Mutterboden für die Zellen, welche als Ersatz abgenutzter Schmelzzellen in die Schmelzzellenlage eingefügt werden müssen. Dass das kubische Stützepithel eine gewisse Rolle für die Funktion der Schmelzzellen habe, schließe ich deshalb, weil dasselbe, wie oben erwähnt, auch als Grundlage der Schmelzzellenschicht in der Schmelzkappe der Backzähne sich nachweisen lässt; auch seine Erhaltung während des ganzen Lebens spricht für diese Auffassung.

Außer den eben besprochenen zwei Schichten waren in dem embryonalen Schmelzorgane noch zwei andere deutlich zu unterscheiden, aber in dem fertigen Organe gelingt die Trennung derselben nicht mehr; ich muss darum die Stützzellen und das äußere Schmelzepithel im Zusammenhang betrachten und ich werde der Einfachheit halber ihre Masse als Lage der Stützzellen bezeichnen.

Während der Differenzirung der Schmelzkappe konnte man gleichzeitig zwei verschiedene Prozesse der histologischen Umbildung unterscheiden: die inneren an die Papille stoßenden Zellen blieben in zwei epitheliale Lagen geordnet, hingegen die peripher gelegenen Zellen unter Abflachung ihres Zelleibes die Ordnung verloren und einer Gruppierung zu Leisten oder Falten unterthan wurden. Durch die Abplattung der Zellen muss natürlich die äußere Wand der Schmelzglocke ganz bedeutend dünner erscheinen. Dies springt besonders in die Augen, wenn man die enorme Länge der Schmelzzellen und auch die ansehnliche Größe der Zellen des kubischen Stützepithels vergleicht. Allein dieser Zustand ist kein bleibender, die zeitweilig abgeplatteten Zellen nehmen wiederum an Volumen zu

und zeigen dann im persistirenden Schmelzorgan volle kubische Gestalt. Dadurch sind die Unregelmäßigkeiten der äußeren Oberfläche der Schmelzglocke, die im mittleren Stadium ihrer Entwicklung eine nicht sehr bedeutende Höhe erreichten, viel auffallender geworden und man darf beim ausgebildeten Schmelzorgan wirklich von »Stützleisten« sprechen, die der Unterseite der Stützepithelzellen aufsitzen und in das Bindegewebe der Alveolenhöhle eintauchen. Diese Stützleisten sind (vgl. Fig. 4) ungefähr 3—5 Zellen hoch, 2—3 Zellen breit. Ihr Verlauf ist unregelmäßig gekrümmt und ihre gegenseitige Entfernung scheint durch keine strenge Regel bestimmt zu sein. Auf dem Querschnitte treten sie als ungleich geformte Zapfen entgegen, deren mannigfaltige Form auf den unregelmäßigen Verlauf der Leisten zurückschließen lässt. In die Zwischenräume zwischen den Leisten greift Bindegewebe ein nebst unzähligen feinen Blutkapillaren. Man kann deshalb in der stärkeren Ausbildung der frühzeitig angedeuteten äußeren Falten der Schmelzkappe die bessere Entwicklung einer Einrichtung erblicken, die für die Ernährung des Schmelzorgans von hoher Bedeutung ist.

Die oben geschilderte histologische Struktur des persistirenden Schmelzorgans lässt sich nicht durch dessen ganze Länge verfolgen; sowohl an seinem vorderen wie am hinteren Ende findet sich ein etwas modificirter Bau. Am Vorderende geht das Schmelzorgan in die Schleimhaut der Mundhöhle über, deren abgeplattetes Epithel eine ansehnliche Strecke in die Alveole selbst hereingreift. Eine scharfe Grenze zwischen den beiden Epithellagen lässt sich nicht erkennen, vielmehr geht das Schmelzorgan unter Verkürzung der Schmelzzellen und Abnahme seines Dickendurchmessers ganz allmählich in das geschichtete Plattenepithel über. Die Zone, an der alle histologischen Bestandtheile des Schmelzorgans deutlich ausgebildet sind, liegt tief in der Alveolenhöhle. Hart am Grunde der Papille verliert das Schmelzorgan seine typische Gliederung, da seine Zellen in einer an die frühere embryonale Anlage erinnernden Stellung verharren und der Umschlagsrand der Schmelzkappe auch bei alten Thieren erhalten bleibt. Letzterer umgreift als allseitig geschlossener Ring die Papille sowohl an der ventralen wie dorsalen Hälfte, ist jedoch an der Dorsalseite schwächer entwickelt als ventral. Von demselben geht wahrscheinlich im späteren Leben des Thieres die Vergrößerung des Zahnsäckchens aus, die mit dem Wachsthum der Kiefer nothwendig wird.

#### IV. Das Dentin und Alveolarperforat.

In den vorhergehenden Abschnitten bin ich auf die Ausbildung des Dentins, welches ja die größte Masse des Schneidezahnes ausmacht, nicht näher eingegangen, da ich hier keine bemerkenswerthen Verhältnisse fand, sondern nur Vorgänge, die dem längst bekannten Process der Zahnheilbildung vollkommen analog sind.

Erst nachdem die Papille eine größere Länge erreicht hat, differenziren sich ihre Randzellen zu längeren, cylindrischen Formen, welche wie eine epitheliale Lage das unterliegende Blutgefäße und Nerven führende Bindegewebe umhüllen. Dann beginnt die Ablagerung von Kalk und so ist der Anstoß zur Ausbildung der Dentinröhrchen gegeben.

Der zuerst verknöchernde Theil wird wohl immer die Spitze des Zahnes sein, weil dieselbe am ersten mit der Außenwelt in Berührung tritt. Während sich nun die Dentinbildung von hier aus peripherisch nach hinten erstreckt, greift sie am Vorderende der Papille bis zur Achse und macht die Zahnschmelzspitze solid.

Das Zahnsäckchen umgeben schon in früher Zeit die verästelten Mesodermzellen der Unterkieferanlage in dicht gedrängter Stellung, jedoch ohne dass ein bestimmtes Gesetz der Ordnung zu walten scheint. Später entfernen sich die Mesodermzellen weiter von einander und in den größeren Maschen liegen nun zahlreiche Blutgefäße. Die Bindegewebszüge verlaufen nicht peripher um das Zahnsäckchen, sondern sind parallel der Längsachse desselben gerichtet. Sie stehen an seiner dorsalen Fläche auffallend dichter als an der ventralen: dieses Verhalten wird während des ganzen Lebens gewahrt. Von den beiden seitlichen und der dorsalen Fläche des Schneidezahnes bzw. von der hier persistirenden platten Zellmembran der Schmelzkappe ziehen die Periostfasern straff gespannt und dicht gedrängt in schräger Richtung zur knöchernen Wand der Alveole. Unterhalb des bleibenden Schmelzorgans jedoch werden die Bindegewebsfasern von keiner bestimmten Ordnung beherrscht, sondern verwirren sich zu einem wabenartigen Geflechte mit großen Maschenräumen, in welche theils die Stützleisten des Schmelzorgans, theils unzählige kleine Blutgefäße sich einbetten. So liegt das Schmelzorgan auf einem weichen, nachgiebigen Polster, dessen Elasticität je nach dem Grade der Blutfüllung wechseln kann.

## V. Allgemeine Betrachtungen über das Wachstum der Nagezähne.

Für das fortwährende Wachstum der Schneidezähne sind bisher mehrfache Einrichtungen bekannt geworden, die sich klar bereits in der histologischen Struktur der Zahnanlage aussprechen, nämlich eine offene Wurzel, ein persistirendes Schmelzorgan, die bis nahe an die Krone reichende Zahnpapille und im Grunde der Zahnpapille der ringförmige Umschlagsrand der Schmelzkappe, die straffen Periostfaserlagen an der oberen Seite des Zahnes und das weiche Bindegewebspolster unter dem Schmelzorgan. Auf Grund der Kenntnis dieser anatomischen Einrichtungen glaubte man die ungeschwächte Regenerationsfähigkeit der Zähne verständlich machen zu können: allein es soll hier ausdrücklich bemerkt werden, dass damit noch lange nicht das volle Verständnis der am Zahn stattfindenden, lebendigen Wachstumsvorgänge errungen ist. Denn es ist noch nicht nachgewiesen, an welchen Punkten innerhalb der Alveole die Prozesse verlaufen, durch welche neue Theile dem vorschiebenden Zahn angefügt werden. Nach dem anatomischen Befunde kann man wohl vermuthen, dass die Schmelzzellen des Schmelzorgans nahe dem Umschlagsrande eine mehr erhöhte Thätigkeit äußern, als ihre dem Alveolenrande benachbarten Genossinnen, dass also die Schmelzdecke des Nagezahnes nahe seiner Wurzel gebildet werde. Diesen Schluss leite ich aus der hochcylindrischen Form der Schmelzzellen am Grunde des Schmelzorgans ab. Hingegen müssen die Odontoblasten sowohl am Wurzelende wie auf der Spitze der Papille mit besonderer Energie begabt sein; denn um das Vorrücken des Schneidezahnes innerhalb der Alveole zu verstehen, muss man eine durchgreifende Verknöcherung der Papille unterhalb der Schneide und die Anfüugung neuer Odontoblasten am Grunde der Zahnpapille annehmen. Ferner muss man die straffen Periostfaserlagen an der dorsalen und ventralen Seite des Zahnsäckchens und die gebogene Form des Zahnes selbst berücksichtigen. Es bedarf darum noch viel eingehenderer Untersuchungen, um das Problem des fortwährenden Wachstums der Schneidezähne einer vollständigen Lösung zuzuführen. Ich will zum Schluss noch verschiedene Punkte hervorheben, welche hierbei eine größere Beachtung verdienen.

v. BRUNN ist der Ansicht, dass die Schmelzkappe nur die Matrix für die Form des Zahnes darstelle und leicht zu Grunde gehen

könne, wenn sich die Odontoblasten auf der Zahnpapille zurecht gelegt haben. Er giebt an, dass von der Schmelzkappe eine Verlängerung, die er mit HERTWIG »Epithelscheide der Zahnwurzel« nennt, in die Tiefe wachse und das Bindegewebe der Pulpa umhülle. Da sich dann erst in der letzteren die Odontoblasten differenziren, so bestimme die Epithelscheide die Form der Wurzel. Die Epithelscheide wird nach seiner Angabe später vom Bindegewebe durchwachsen, so dass der tiefste Theil derselben seinen Zusammenhang mit dem Schmelzepithel der Krone einbüßt und sich ohne Grenze in das neugebildete Alveolodentalperiost verliert. Unterdessen ist das Wachsthum der Epithelscheide in das Gewebe des Kiefers weitergegangen, bis sie die eigentliche Wurzelspitze erreicht hat. Nun ist die Form der Zahnwurzel fertig gebildet und die Epithelscheide schwindet gänzlich. Diesen Vorgang hat v. BRUNN nicht nur bei der Ratte, sondern auch bei Hund, Katze und Kalb beobachtet. Er glaubt in demselben eine verbreitete Erscheinung gefunden zu haben und schließt daraus auf ein gleiches Verhalten der Schmelzkappe an den Schneidezähnen der Ratte zurück. Ich habe bereits in der vorhergehenden Darstellung darauf hingewiesen, dass ich der von v. BRUNN geäußerten Meinung nicht beistimmen kann und ich will jetzt zeigen, dass die Annahme von der Persistenz der ganzen Schmelzkappe unbedingt nothwendig ist, um das dauernde Wachsthum der Schneidezähne zu verstehen.

Zunächst wird wohl ohne Widerspruch zugegeben, dass man für die Formgestaltung des Zahnes nicht einseitig die ektodermale Schmelzkappe verantwortlich machen kann; denn die Dentinbildung an der Zahnpapille ist doch auch von großer Wichtigkeit für den Bau des Zahnes und für die Behauptung, dass die Ordnung der Odontoblasten zu einem epithelähnlichen Lager durch den Einfluss der Schmelzkappe geschehe, liegt kein zwingender Grund vor. Auch erfolgt die Dentinbildung an der dorsalen Hälfte des Schneidezahnes, nachdem die Schmelzkappe sich hier längst zu einer flachen Membran abgeplattet hat. Es scheint mir darum kein Grund vorhanden, der Zahnpapille nicht eine eben so wichtige Rolle bei der Zahnentwicklung zuzusprechen, wie sie dem Schmelzorgan zugestanden wird und man wird der Wahrheit wohl näher kommen, wenn man beide Theile der primitiven Zahnanlage von gleicher Bedeutung für die Ausbildung des fertigen Zahnes erachtet.

Indem ich mich jetzt zur Besprechung der Frage wende, welche Wichtigkeit die Erhaltung der ganzen Schmelzglocke während des

Lebens für das Wachsthum der Schneidezähne besitze, will ich nur kurz an bekannte Thatsachen erinnern. — Bekannt ist<sup>1</sup>, dass der Schneidezahn der Nagethiere stets so stark nachwächst, als er vorn an der Krone abgenutzt wird. Wird nun die Abnutzung durch Entfernung des gegenständigen Zahnes unterbrochen, so wächst der eine Zahn ungehindert ins Unbestimmte fort und ragt dann in ungeheurer Bogenkrümmung aus dem Maule hervor, ein schöner Beweis für die wundervolle Correlation der im Ober- und Unterkiefer einander entgegenstehenden Nagezähne. Der Schneidezahn wächst also fortwährend mit einer bedeutenden Energie, die nur durch die stetige Abschleifung von Schmelz und Dentin an der Zahnspitze dem Beobachter unter normalen Verhältnissen nicht so stark in die Augen fällt und ihn erst, nachdem die Möglichkeit der Abnutzung durch den Bruch eines Gegners verschwunden ist, durch ihre Größe in Erstaunen setzt. Daraus erhellt, wie ungestört sich der Nagezahn innerhalb der Alveole und auf dem Schmelzorgan verschieben kann.

Mit dieser Thatsache ist aber die Vorstellung unvereinbar, dass der Schneidezahn an seinen nicht mit Schmelz bedeckten Flächen direkt mit dem Periost verwachsen sei. Denn dann müsste der nach vorwärts gerichteten Bewegung des Zahnes, welche wohl hauptsächlich durch die Verknöcherung der Odontoblasten an der Spitze und Proliferation neuer Dentinzellen am Grunde der Papille bewirkt wird, ein kräftiger Widerstand von Seiten der Periostfasern entgegengesetzt werden, der entweder zu einem Stillstand des Wachstums oder zu einer Zerreißen der Periostfaserschichten führen müsste. Beide Möglichkeiten lassen sich jedoch in Wirklichkeit nicht beobachten. Desshalb scheint mir die Darstellung, die v. BRUNN über die Befestigung des Zahnes innerhalb der Alveole gegeben hat, nicht annehmbar. Der dorsale Theil der Schmelzkappe muss, wenn auch in modificirter Form, erhalten bleiben, damit sich an demselben die Periostfasern inseriren und der Schneidezahn innerhalb der Schmelzkappe langsam vorgeschoben werden kann. Desshalb steckt er in einer, nur am vorderen und hinteren Ende offenen Röhre, d. h. der modificirten Schmelzkappe, die an der dorsalen und lateralen Fläche

<sup>1</sup> Vgl. A. FRIEDLOWSKY, Über Missbildungen von Säugethierzähnen. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. Bd. LIX. 1. Abth. Märzheft 1869.

CLAAS MULDER, Over het Buitengewoon Uitgroeijen van de Snijtanden bij verschillende Knaagdieren. Versl. en Meded. kon. Akad. v. Wetensch. XVI. Amsterdam 1863.



durch Periostfasern mit der Knochenwand der Alveole fest verbunden und frei in deren Höhle aufgehängt ist.

Die untere Seite des Zahnsäckchens ist nur von einem weitmäschigen Bindegewebe umlagert, das als weiches Polster für das persistirende Schmelzorgan dient, dorsal und lateral setzen sich die Periostfasern an. Die Befestigung des Nagezahnes in der Alveole ist also eine sehr lockere und scheint Verschiebungen des Zahnes und dadurch Druckwirkungen nicht zu hindern; allein die Gefahr wird abgehalten durch die starke Krümmung des Zahnes, deren Bedeutung immer wieder hervorgehoben werden muss. Nach GIBBEL's<sup>1</sup> Untersuchungen besitzt der obere Schneidezahn eine Krümmung, welche dem größeren Abschnitt eines kleineren Kreises, und der untere Zahn eine Beugung, die dem kleineren Abschnitt eines größeren Kreises entspricht. KRAUSE<sup>2</sup> hat, wahrscheinlich gestützt auf die Untersuchungen von RYMER JONES<sup>3</sup>, diese Angabe dahin präcisirt, dass die Nagezähne in Wahrheit das Stück einer Spirale darstellen, die erst beim Auswachsen der Zähne unter pathologischen Verhältnissen besonders deutlich zu Tage trete. In der spiraligen Krümmung wie in der Länge des Nagezahnes sind nun mechanische Momente gegeben, welche es verhindern, dass durch die Thätigkeit der Zähne Druckwirkungen innerhalb der Alveole auf einzelne Bezirke des Schmelzorgans in störender Weise sich geltend machen. Beide garantiren also die ruhige Lage und das ungestörte Wachsthum der Zähne und lassen auch die scheinbar lockere Befestigung derselben verständlich werden.

Wie ich schon oben bemerkte, ist die Form der Nagezähne auch davon abhängig, dass sie stets auf einander treffen. Sobald durch den Verlust eines Schneidezahnes dies unmöglich wird, schleift sich das freie Ende des gegenüberstehenden Zahnes zu einer Spitze ab und wächst in rückwärts gerichteter Beugung aus dem Kiefer heraus. Da nun die Schneidezähne eine schräg nach hinten gerichtete Kaufläche besitzen, die sich stetig abschleift, so kann diese Form des Vorderendes nur gewahrt werden, wenn die unteren Schneidezähne alternirend entweder vor oder hinter den oberen eingreifen. Diese Variation der Bewegung ist durch die Gestalt der Gelenkfläche bzw. des Gelenkkopfes des Unterkiefergelenkes ermöglicht.

<sup>1</sup> GIBBEL, Beiträge zur Osteologie der Nagethiere. Berlin 1857.

<sup>2</sup> W. KRAUSE, Anatomie des Kaninchens. Leipzig 1868. pag. 146—147.

<sup>3</sup> RYMER JONES, Todd's Cyclopaedia of anat. and physiol. 1852. vol. IV. pag. 365 (war mir leider nicht zugänglich).

Aus dieser Zusammenstellung wird wohl klar geworden sein, dass das Problem, welche Momente bedingen das andauernde normale Wachsthum und die Form der Nagezähne, noch weit von seiner Lösung entfernt ist.

## VI. Über den morphologischen Werth der Nagezähne.

Die vorhergehenden Untersuchungen haben gelehrt, dass der Schneidezahn in seiner Entwicklungsgeschichte nicht die gleiche Sonderstellung einnimmt, wie sie ihm nach seinem anatomischen Bau zugewiesen werden muss. Er theilt mit den Anlagen der Backzähne den schräg nach hinten gerichteten Verlauf der Schmelzkappe; in dieser differenzieren sich eben so wie bei den Backzähnen der weißen Maus und den Zähnen anderer Säugethiere inneres und äußeres Schmelzepithel und das Stützepithel oder Stratum intermedium. Während das letztere bei anderen Säugethieren mehrfache Zelllagen besitzt — bei der Katze zähle ich mit Sicherheit drei Schichten — findet sich bei dieser Maus nur eine einfache Lage. Die übrige Masse der Stützzellen unterliegt jedoch bei den Nagezähnen nicht der bei anderen Zähnen gewöhnlichen Umbildung in ein wabenartiges Gallertgewebe, sondern wird — und das ist der hauptsächlichste Unterschied — in der ursprünglichen Schichtung erhalten. Die Schmelzkappe der Nagezähne, die nach der äußeren Form von anderen Zahnanlagen sich wesentlich unterscheidet, bleibt also in einer nur wenig veränderten, an frühe embryonale Verhältnisse anknüpfenden, histologischen Struktur während des ganzen Lebens erhalten.

Erhebt nun durch die Entwicklungsgeschichte, dass mehrfache Analogien zwischen Back- und Schneidezähnen im Gebiss der Nagethiere bestehen, so muss man genauer zusehen, ob nicht noch eine tiefer gehende Verwandtschaft zwischen den beiden Zahnarten sich nachweisen lasse. Dabei wird es nützlich sein, an dieser Stelle daran zu erinnern, dass bereits seit langer Zeit bei etlichen Familien der Rodentia Backzähne bekannt sind, die keine Wurzel bilden und eine weit geöffnete Pulpahöhle besitzen. Das sind die Nager mit Blätterzähnen, von denen ich nur die Familie der Hasen, Meer-schweinchen und Wühlmäuse anführen will. Es finden sich in der Litteratur zerstreut Angaben, dass diesen Blätterzähnen die Fähigkeit zukomme, durch länger dauerndes Wachsthum die abgemahlten Theile der oberen Kaufläche wieder zu ersetzen; allein ein genauerer

Nachweis wurde für die Behauptung nicht erbracht, welche aus dem anatomischen Befunde einer offenen Wurzelhöhle allein abgeleitet wurde. Eben so ward bereits mehrmals betont, dass Backzähne mit geschlossenen Wurzeln diesen Ausbildungszustand erst in einem relativ späten Lebensalter erreichen, also längere Zeit nach der Geburt zu wachsen vermögen.

Es entsteht nun die Frage, ob die oben angeführten Ansichten älterer Forscher, wie es bei der Exaktheit ihrer Untersuchung zu erwarten ist, sich mit den modernen Hilfsmitteln bestätigen lassen, und wir werden das Ergebnis der Untersuchung als bekräftigend betrachten, sobald der Nachweis gelungen ist, dass bei den wurzellosen Backzähnen der Nagethiere ein persistirendes Schmelzorgan vorhanden ist; denn nach der vorhergehenden Darstellung kann man sich nur unter dieser Voraussetzung ein länger dauerndes Wachstum der Backzähne denken.

Solche Überlegungen veranlassten mich, dem Bau der Backzähne eine besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden und schon die ersten Querschnitte ergaben ein Resultat, welches überzeugend für die Richtigkeit des Gedankenganges sprach. Die Backzähne von *Arvicola amphibius* Desm., der Schermaus und vom Lemming, *Myodes lemmus* Pall., besitzen wirklich innerhalb ihrer Alveolen ein persistirendes Schmelzorgan, das den mit Schmelz bedeckten Seitenflächen der Backzähne innig anliegt. Bekanntlich bestehen die Backzähne der Wühlmäuse (*Arvicolidae*) aus zickzackförmig gebogenen Schmelzlamellen, oder besser gesagt, die Backzähne sind aus mehreren dreiseitigen, mit Schmelz bedeckten Prismen zusammengesetzt. An letzteren liegt eben so wie bei den Schneidezähnen ein wohlausgebildetes Schmelzorgan, das einen gleichen histologischen Aufbau erkennen lässt: lange cylindrische Schmelzzellen, das unterliegende Stützepithel und die unregelmäßig verlaufenden Stützleisten. Nur das unterhalb des ganzen Schmelzorgans liegende, weitmaschige Bindegewebspolster ist bei den Backzähnen wenig entwickelt. Ferner wird niemals der ganze Backzahn von einem allseitig geschlossenen Schmelzorgan umhüllt, sondern nur enger begrenzte Theile seiner Seitenflächen. Auch diese Thatsache entspricht vollständig den am Nagezahn bestehenden Verhältnissen; hier wie dort verliert an genau bestimmbaren Flächen das Schmelzepithel seine Funktion als Schmelzbildner und dient als dünne Membran abgeplatteter Zellen einzig der Insertion der Periostfasern. Am Grunde der Alveole ist eben so deutlich der Umschlagsrand der Schmelzkappe erhalten geblieben.

Durch diesen Nachweis scheint sich eine bedeutsame Homologie zwischen den Schneide- und Backzähnen der Nagethiere zu ergeben. Denn da bei gewissen Arten nicht nur die Schneidezähne, sondern auch alle Backzähne mit der Fähigkeit ausgestattet sind, die abgenutzten Theile ununterbrochen zu ersetzen, so liegt die Annahme nahe, dass die Nagezähne im Allgemeinen nicht die ihnen früher eingeräumte Sonderstellung verdienen. Sie würden so nur als besonders stark entwickelte Glieder eines ursprünglichen Gebisses erscheinen, dessen sämtliche Zähne sich fortwährend regeneriren konnten.

Ich muss mir jedoch die Erörterung dieses Gedankenganges versagen, weil meine Untersuchungen sich nicht auf genügend viele Arten erstrecken konnten. Andere Ursachen, die in meiner beruflichen Stellung begründet sind, zwangen mich, die mir lieb gewordene Arbeit früher aufzugeben, als es meiner Neigung entsprach.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XVII.

- Fig. 1. Längsschnitt durch die Anlage des Schneidezahnes von *Mus musculus* (Unterkiefer). Vergr.  $37/1$ ; *a* Schmelzkappe, *b* Zahnpapille, *v* Epithelleiste des Vestibulum oris, *k* knorpelige Anlage des Unterkiefers.
- Fig. 2. Längsschnitt durch die Anlage eines Backzahnes von *Mus musculus* (Unterkiefer). Vergr.  $37/1$ ; *a* Schmelzkappe, *b* Zahnpapille, *k* knorpelige Anlage des Unterkiefers, *o* verknöchernendes Gewebe des Unterkiefers.
- Fig. 3. Längsschnitt durch die Wand einer Schmelzkappe des Schneidezahnes von *Mus musculus*. Die Lage der Schmelzzellen ist nicht gezeichnet, nur die Stützzellen und das äußere Schmelzepithel, welches durch Faltung die Stützleisten entstehen lässt. Vergr.  $150/1$ .
- Fig. 4. Querschnitt durch das persistirende Schmelzorgan des Schneidezahnes von *Mus musculus* (Oberkiefer). Vergr.  $388/1$ ; *s* Schmelzzellen, *st* Lage des kubischen Stützepithels, *l* Stützleisten, *b* Bindegewebe mit vielen Blutgefäßen.
- Fig. 5. Längsschnitt durch den Umschlagsrand einer Schmelzkappe des Schneidezahnes von *Mus musculus*. Vergr.  $150/1$ ; *b*<sub>1</sub> Bindegewebe der Papille, *b*<sub>2</sub> Bindegewebe des Zahnsäckchens, *U* Umschlagsrand der Schmelzkappe, *st* Stützepithel, das sich eben differenzirt, *s* Lage der Schmelzzellen.

# Bemerkungen über den Carpus der Proboscidier und der Ungulaten im Allgemeinen.

Von

G. Baur.

Mit 1 Figur in Holzschnitt.

Herr K. ANT. WEITHOFER<sup>1</sup> hat über den Carpus der Proboscidier einige wichtige Bemerkungen gemacht. Schon vor vier Jahren bin ich zu ganz ähnlichen Resultaten gekommen, als ich die Extremitäten der Ungulaten bearbeitete; meine Resultate sind aber bisher nicht publicirt worden. Nur über das Centrale habe ich eine kurze Notiz gegeben; ich vermuthete, dass man es bei Embryonen von Elephas, Tapir, Rhinoceros und Hippopotamus noch antreffen werde<sup>2</sup>.

Diese Vermuthung ist z. Th. bestätigt worden. Als ich im Mai letzten Jahres Straßburg besuchte, zeigte mir Herr Dr. DÖDERLEIN eine vordere Extremität eines jungen Elephas indicus, bei welchem das Scaphoideum ganz deutlich aus zwei knöchernen Elementen bestand, die suturös mit einander verbunden waren. Diese repräsentirten Radiale und Centrale. Das Centrale ist also beim jungen Elefanten ein isolirtes Element (s. Figur<sup>3</sup>).

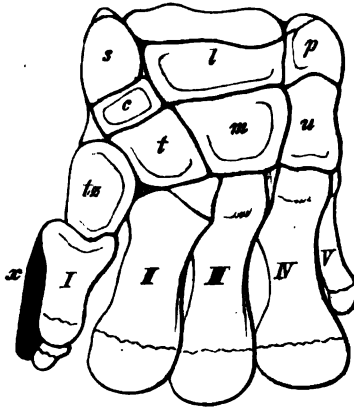
<sup>1</sup> K. A. WEITHOFER, Einige Bemerkungen über den Carpus der Proboscidier. Morph. Jahrb. 1888. pag. 507—516.

<sup>2</sup> Morph. Jahrb. Bd. X. 1885. pag. 456.

<sup>3</sup> Die hier dargestellte Figur giebt die Umrisse einer Zeichnung, welche Herr Dr. DÖDERLEIN auf Herrn BAUR's Veranlassung zur Benutzung in vorstehender Mittheilung an den Herausgeber der Jahrbücher eingesendet hat. Der begleitende Brief sagt, dass das Centrale der Proboscidier bei jungen Thieren als besondere Verknöcherung auftritt im distalen Theile desselben einerseits, von welchem auch das Scaphoideum entsteht. Später ist das Centrale nicht mehr wahrnehmbar, da es vollständig mit dem Scaphoideum verwächst. Das

Später konnte ich an einer Serie jugendlicher Elefanten in Brüssell verfolgen, wie sich dieses Centrale weiter entwickelt. Es verschmilzt vollkommen mit dem »Scaphoideum«.

Ich verdanke die Erlaubnis der Untersuchung dieser Befunde der Liebenswürdigkeit des Herrn L. DOLLO. Bei dem jüngeren Exemplar ist die Sutura zwischen Centrale und Radiale noch ganz deutlich sichtbar. Bei dem älteren Exemplar ist die Sutura verschwunden, aber das Centrale ist dennoch leicht zu bestimmen.



In Amsterdam hatte Herr Prof. M. WEBER die große Freundlichkeit, mich den Carpus eines Fötus von Hippopotamus untersuchen zu lassen. Ich habe vergessen, die Maße zu nehmen; so viel ich mich erinnere, war der Fötus von der Größe eines neugeborenen Schafes. Hier fand ich kein freies Centrale, das ganze Scaphoideum bestand noch aus Knorpel und derselbe ließ nicht erkennen, dass er zwei Elemente enthielt. Ob bei jüngeren Embryonen von Hippopotamus ein Centrale nachweisbar ist, weiß ich nicht; ich möchte es aber bezweifeln, denn schon bei den Phenacodontidae, den ältesten Ungulaten, ist keine Spur desselben mehr zu finden. Es ist schon lange im Scaphoideum aufgegangen, dessen vorderen und inneren (radialwärts gelegenen) Fortsatz es darstellt.

im hiesigen (Straßburger) Museum befindliche Original zu der Zeichnung ist von Herrn Dr. PFITZNER bereits demonstriert und beschrieben worden (Tageblatt der 60. Vers. d. Naturf. und Ärzte zu Wiesbaden. 1887. pag. 251). Außerdem stelle ich auf den Wunsch von Herrn Dr. BAUR fest, dass bei diesem Exemplar das Intermedium (Lunare) mit dem Carpale 2 (Trapezoid) keine Berührungsfäche besitzt und dass das Intermedium eben so wie das Ulnare (Pyramidale) nur eine einzige distale Gelenkfläche zeigt für das Carpale 3 (Magnum) bez. für das Carpale 4 (Unciforme)«.

Herr PFITZNER<sup>1</sup> hat in der 60. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Wiesbaden (21. September 1887) das Centrale beim jungen Elefanten demonstrirt; außer dem Exemplar, das mir Herr Dr. DÖDERLEIN gezeigt hatte, legte er den Carpus eines etwas größeren afrikanischen Elefanten vor, der dasselbe zeigte.

Unter allen Ungulaten war das Centrale bis dahin nur bei Hyrax aufgefunden worden; die Entdeckung desselben bei *Elephas* durch Dr. DÖDERLEIN ist von sehr großer Bedeutung für die Genealogie dieser Gruppe.

Da das Scaphoideum des erwachsenen Elefanten ganz ähnliche Verhältnisse zeigt wie bei den Amblypoda, so muss auch bei diesen dasselbe aus den beiden Elementen »Radiale« und »Centrale« bestehen, und so bei allen übrigen Ungulaten von den Phenacodontidae aufwärts. Dass das Centrale schon seit sehr alter Zeit im Scaphoideum aufgegangen sein muss, beweist das Scaphoideum vom Schwein, welches auch bei den jüngsten Embryonen, wo Knorpel eben zur Entwicklung kommt, nur aus einem einzigen Stück besteht.

Vom Centrale hat WEITHOFER nicht gesprochen, ich komme nun auf seine Auseinandersetzungen zurück.

Er giebt an, dass bei *Mastodon Arvernensis*, *Elephas meridionalis*, *E. antiquus*, *E. africanus* das Lunatum (Intermedium) zum Theil auch mit dem Trapezoid (Carpale 2) artikulire; dasselbe kann ich für *Mastodon giganteus*<sup>2</sup> und *Mastodon Humboldtii*<sup>3</sup> behaupten.

Beim jungen *E. africanus* findet WEITHOFER diese Artikulation noch stärker entwickelt wie beim erwachsenen, auch hierin kann ich demselben vollkommen beistimmen. Bei *E. Indicus* greift das Lunatum nur ganz wenig auf das Trapezoid über. Junge Thiere dieser Species konnte WEITHOFER nicht untersuchen, und auch mir fehlt das Material dies zu thun. Wie diese Verhältnisse bei dem jungen Thier in Straßburg sich verhalten, ergibt sich aus der obigen Mittheilung des Herrn Dr. DÖDERLEIN.

WEITHOFER betrachtet den Carpus von *E. Indicus* als sekundär taxepod; er nimmt also an, dass die Ahnen von *E. Indicus* ähn-

<sup>1</sup> PFITZNER: in Anat. Anzeiger. II. Jahrg. 25. Nov. 1887. Nr. 25.

<sup>2</sup> JOHN C. WARREN, Description of a skeleton of the *Mastodon giganteus*. Boston 1852. Plate XI.

<sup>3</sup> G. BURMEISTER, Annales del Museo Publico de Buenos Aires. Entrega cuarta. Buenos Ayres 1867. Pl. XIV fig. 5.

liche Verhältnisse zeigten wie die übrigen Proboscidiern, dass das Intermedium das Carpale 2 zum Theil überlagerte.

Dieser Punkt ist von großer Wichtigkeit und es ist nothwendig, etwas näher hierauf einzugehen:

Die Artikulationsweise des Intermedium mit Carpale 2 kommt einzig und allein bei den Proboscidiern vor, eine Tendenz hierzu ist bei den Dinoceraten vorhanden und kommt als individuelle Eigenthümlichkeit zuweilen vor.

Bei allen übrigen Säugethieren legt sich das Centrale oder Centrale + Radiale zwischen Intermedium und Carpale 2.

Wie ist nun dieses eigenthümliche Verhältniß entstanden?

Ich gehe von Hyrax aus, da diese Form den ursprünglichsten Carpus zeigt. Bei Hyrax liegt das Centrale in der Verlängerung des Radiale, das Intermedium ist wie bei allen übrigen Säugern ohne Berührung mit Carpale 2. Eine derartige Form müssen wir als Urform der Ungulatenextremität betrachten<sup>1</sup>.

Es können nun zwei Möglichkeiten eintreten:

1) Dieses Verhältniß bleibt, es kommt jedoch zur Verschmelzung von Radiale und Centrale (Amblypoda, Condylartra, Diplartra). Scaphoideum ist also mit Trapezoid in Verbindung.

2) Das Centrale wird durch Ausdehnung des Intermedium und Carpale 2 radialwärts verdrängt. Zuerst trägt das Carpale 3 allein das Intermedium, später nimmt auch noch ein Theil des Carpale 2 daran Theil; zugleich verschmilzt das Centrale mit dem Scaphoideum. Hierdurch entsteht der Carpus der Proboscidiern.

Bei den Proboscidiern selbst kommt es wieder zu einer Rückentwicklung, indem das Carpale 2 das Bestreben zeigt, sich wieder außer Verbindung mit Intermedium zu setzen (*E. africanus*).

Wir müssen annehmen, dass die Proboscidiern sich außerdem direkt aus den Taxeopoden (in der alten Fassung COPE's) oder einer zwischen Taxeopoden und Amblypoden gelegenen Gruppe entwickelt haben. Sie bilden einen sehr alten Seitenzweig der Ungulaten, der sich schon vor den Phenacodontidae von denselben entfernt hat; dies beweist vor Allem die Anwesenheit des Centrale bei jugendlichen Formen, welches weder bei den Condylartra noch bei den Embryonen der Diplartra bisher nachgewiesen werden konnte.

Ich schließe mich der Ansicht SCHLOSSER's an, indem ich nicht im Stande bin, die Amblypoda als Zwischenstufe der Condylartra

---

<sup>1</sup> Bei Typotherium scheint das Centrale bereits mit Radiale verwachsen.



und Diplartra zu betrachten. Auch ist es mir nicht möglich, die Amblypoda als eine Seitenlinie zwischen Condylartra und Diplartra zu betrachten. Ich halte es für richtiger, die Amblypoda als einen Seitenzweig der Taxeopoda (in der früheren Fassung) anzusehen, der den Proboscidiern näher stehen würde als den Condylartra.

COPE<sup>1</sup> betrachtet die Condylartra als die Ahnen sämtlicher Säugethiere mit Ausnahme der Monotremata und Marsupialia. Diese Ansicht scheint er auch heute noch festzuhalten (Am. Nat. July 1888. pag. 663). TOPINARD<sup>2</sup> geht sogar so weit, dass er die anthropoiden Affen direkt von den Condylartra ableitet.

Beides ist ganz unhaltbar. Die Phenacodontidae und die Condylartra im Allgemeinen stehen den Diplartra am nächsten, speciell den Perissodactylia und müssen als Ahnen derselben betrachtet werden, und nur dieser allein. Wie konnten sie die Ahnen der mit einem freien Centrale versehenen Lemuria, Primates, Hyracoidea etc. sein, wenn sie kein freies Centrale mehr besaßen. Wir können doch unmöglich annehmen, dass sich das Centrale de novo vom Sca-phoideum losgelöst habe.

Die Condylartra stammen von Formen ab, welche ein freies Centrale im Carpus besaßen, und diese mögen vielleicht auch noch die Ahnen anderer Säugethiergruppen gewesen sein.

New Haven, Conn., 4. December 1888.

---

<sup>1</sup> E. D. COPE, On the evolution of the Vertebrata, progressive and retrogressive. Americ. Naturalist. April 1885. pag. 347.

<sup>2</sup> Les dernières étages de la Généalogie de l'homme. Revue d'Anthropologie. Mai 1888.

# Bemerkungen über den *M. flexor brevis pollicis* und Veränderungen der Handmuskulatur.

Von

C. Gegenbaur.

Der kurze Beuger des Daumens des Menschen ist seit längerer Zeit Gegenstand einer Diskussion, die sich wesentlich um die Frage bewegt, ob unter dem radialen Kopfe noch ein zweiter oder ulnarer ihm zuzurechnen sei, d. h. ob von der am ulnaren Sesambein der Artic. metacarpo-phal. des Daumens sich inserirenden Muskulatur eine Portion als ulnarer Kopf des Flexor brevis betrachtet werden könne. Der Stand dieser Frage hat durch FLEMMING<sup>1</sup> und CUNNINGHAM<sup>2</sup> vor Kurzem eine auch das Geschichtliche umfassende Darlegung gefunden. Indem ich darauf hinweise, will ich hier nur das Endergebnis näher ins Auge fassen, um daran einige Bemerkungen anzuknüpfen. Wie FLEMMING begründet, ist die Frage des Umfanges der als »Flexor brevis« zu bezeichnenden Muskulatur nicht aus der Wirkung des Muskels, also nicht von der physiologischen Seite anzufassen, sondern liegt ausschließlich auf morphologischem Boden. Auf diesem ist CUNNINGHAM durch ausgedehnte vergleichend-anatomische Untersuchungen zu einer Bestätigung der vor längerer Zeit von BISCHOFF gegebenen Deutung gelangt. Von den vier Portionen, welche theils in radialer, theils in ulnarer Insertion dem Flexor brevis zugeschrieben und von FLEMMING mit *A*, *B*, *C*, *D* bezeichnet wurden, ist nur eine (*A*) ihm zugehörig. *B*, *C* sind nach CUNNINGHAM morphologisch unwichtige Komponenten, und *D* gehört dem Adductor an, wie er schon von Anderen, auch von mir, dem Adductor beigezählt wurde. Aber eben die letztgenannte Portion hat unter Ausbildung des Adductor einen ulnaren Kopf des

<sup>1</sup> Anat. Anzeiger. II. Nr. 3 und Nr. 9.

<sup>2</sup> Anat. Anzeiger. II. Nr. 7.

Flexor brevis überlagert, der in primitiveren Zuständen neben dem radialen Kopfe (A) besteht. Dieser zweite Kopf des Flexor brevis (HENLE's Interosseus volaris primus) ist also in veränderte Verhältnisse getreten. Der Muskel, welcher schon von vorn herein eine andere Insertion besitzt, hat weder Ursprung noch Lage des Bauches mit dem anderen Bauche (A) gemein, ist völlig von ihm getrennt. Man kann also vor Allem nicht von ihm als von einem bloßen »Kopf« des Flexor brevis sprechen, wenn er auch von einem mit dem anderen gemeinsamen Bauche sich ableitet. CUNNINGHAM selbst giebt an, dass man zur Darstellung dieses Muskels den äußeren Kopf des Interosseus dorsalis I. von seinem Ursprunge lösen und zurückschlagen müsse. Von einer volaren Abgrenzung des Muskels spricht er nicht. Der Muskel ist hier auch gar nicht so deutlich gesondert, dass man ihn leicht abgrenzen könnte. Auch BROOKS<sup>1</sup> ist der Meinung, dass der Muskel häufig nicht zu unterscheiden sei. So finde auch ich das Verhältnis und muss den von CUNNINGHAM angegebenen Zustand, wo der Muskel vom Metacarpale I entspringt, als den selteneren betrachten. Häufiger sind es Portionen des Adductor die dort liegen, die man in verschiedenem Grade selbständig darstellen kann und von denen eben so gut möglich ist, dass sie jenen verlorenen Muskel vorstellen.

Wir haben es also hier mit einem Muskel zu thun, der nicht bloß rückgebildet ist, sondern auch seine ursprüngliche Verbindung mit einem anderen Bauche aufgegeben hat, indem er von demselben abgedrängt wurde. Dagegen ist er enger mit einem anderen Muskel, dem Adductor, verbunden, wenn er nicht ganz verschwunden ist. Durch diesen Vorgang wird nun auch der Weg gewiesen für die Behandlung dieser Muskulatur. Wir werden da, wo eine Geschichte des Muskels zu geben ist, mit BISCHOFF und CUNNINGHAM auch für den Menschen einen ursprünglichen Flexor brevis pollicis annehmen, der in zwei Bäuche sich theilte. Aber der ulnare Bauch ist im Verschwinden begriffen, verdrängt, oder dem Adductor angeschlossen, während der radiale sich erhielt und ausbildete. Damit hat dieser ein Recht erworben, ausschließlich als Flexor brevis zu gelten. Wo es sich um eine Darstellung des thatsächlichen Befundes handelt, da wird der Muskel als einköpfig zu behandeln sein. Wenn dieser Flexor brevis noch von der Tiefe der Hohlhand einen, wahrscheinlich aus dem Adductor stammenden Kopf als Zuwachs empfängt, so

---

<sup>1</sup> l. i. c.

geht daraus hervor, dass diese Muskulatur in einer weiteren Veränderung begriffen steht. Die Portionen *B* und *C*, welche CUNNINGHAM für morphologisch unwichtig erklärt, sind es nur in dem Sinne, dass sie nicht vergleichend-anatomisch deutbar sind. Aber sie bezeugen (besonders die konstantere Portion *B*) einen neuen Schritt der Umgestaltung und eben desshalb sind sie mir wichtig.

Für bedeutende Veränderungen in dem Gebiete der palmaren Muskulatur spricht auch das Schwanken der Innervation, welches erwiesen zu haben das Verdienst von CUNNINGHAM und BROOKS<sup>1</sup> ist. Indem ich die Wichtigkeit dieser Thatfachen anerkenne, kann ich doch keineswegs die Meinung von BROOKS theilen, welcher in jener Verschiedenheit des Verhaltens der Nerven nur eine durch diese zu Stande gekommene Veränderung sieht, an welcher der Muskel selbst keinen Antheil habe. Er nennt es ein Dogma, die Nervenversorgung eines Muskels für unveränderlich zu halten und glaubt mich in diesem Dogma befangen, wobei er meine Meinung gar nicht zu kennen scheint. Oder hat er wirklich die Vorstellung, dass bald dieser bald jener benachbarte Nerv oder auch zwei derselben in einen Muskel einwachsen könne, und ihn so sich unterthan mache? Und doch kann nur diese oder eine ähnliche Vorstellung dazu führen, die Zusammengehörigkeit des Muskels zum Nerv in Abrede zu stellen!

Jene Variationen der Innervation, wie sie BROOKS von den Lumbricales und anderen Muskeln der Hand beschrieb, sehe ich nicht als Zeugnisse der Werthlosigkeit der Bestimmung der Muskeln nach dem Nerven an, vielmehr als den Ausdruck von Veränderungen in der Muskulatur selbst. BROOKS fasst es als ein Übergreifen des einen Nerven in das Gebiet des anderen auf, als einen Wettstreit zwischen zwei Nerven, wobei das Kampfobjekt Muskeln sind. So sieht bei oberflächlicher Betrachtung die Sache auch aus, wenn man den Muskel nicht als den Endapparat der motorischen Nerven gelten lässt. Anders muss sie da erscheinen, wo die letztere Vorstellung für begründet gilt. *Ein Muskel, welcher in einem Falle von einem anderen Nerven innervirt wird, als in einem anderen Falle, wird auch materiell ein anderer Muskel sein, wie immer er auch in allen übrigen Punkten mit dem ersten Fall übereinkommt.* BROOKS hat durch den Nachweis von Nervencondominaten, ohne es zu beabsichtigen, einen sehr werthvollen Beitrag

<sup>1</sup> Journal of Anat. and Phys. Vol. XX. pag. 611. Vol. XXI. pag. 575.

für jene Veränderungen geliefert. Darauf aufmerksam zu machen ist der Zweck dieser Mittheilung, denn es liegen hier Beispiele vor, wie sie einleuchtender kaum gedacht werden können. Wenn z. B. der Lumbricalis III in einem Falle vom N. ulnaris, im anderen vom N. medianus, in einem dritten von beiden zugleich innervirt ist, so wird das nicht die Regel bildende Condominat dadurch zu erklären sein, dass eine Portion des Lumbricalis II dem dritten sich angeschlossen hat. Bildet sich die Ulnarisportion nicht mehr aus, so wird der Muskel dem Medianusgebiete zugehören. Von Bedeutung ist, dass diese Schwankungen nur an den Grenzen bestehen, also da, wo bereits in der Anlage der Muskeln ein Überwandern von einem Gebiete ins andere, eingeleitet durch partielle Anschlüsse, günstige Bedingungen finden muss, wie denn ja diese Muskeln an ihren Ursprungsstellen oft innige Verbindungen unter einander aufweisen. Man kann gegen diese Thatsachen verschiedene Stellungen einnehmen, man kann sie als »Abnormitäten« bezeichnen und nicht weiter auf eine Erklärung eingehen. Versucht man aber eine Erklärung, so ist diese entweder darauf zu gründen, dass man einen nicht zum Muskel gehörigen Nerven in den Muskel einwachsen lässt, oder dass man den Muskel von dem benachbarten her einen Zuwachs gewinnend sich vorstellt; durch welchen Zuwachs auch ein neuer Nerv dem Muskel hinzukommt. Dann haben wir den Muskel aus zwei Portionen entstanden, einer alten und einer neuen, deren jede einem besonderen Nervengebiete angehört. Der haploneure Muskel ist ein diploneurer geworden, wie dieses Verhältnis von FÜRBRINGER treffend bezeichnet worden ist (op. i. c.). Wägen wir beide Erklärungsversuche gegen einander ab, so finden wir den einen mit einer nicht klar erwiesenen, sondern auch ganz unverständlichen Annahme rechnen, jener, dass der Nerv in einen ihm von Anfang an fremden Muskel eingewachsen sei, während der andere Versuch die Verschiebung einer Muskelportion in Anspruch nimmt. Der erste Versuch kann sich auf keine einzige Thatsache stützen. Die ihm zu Grunde liegende Annahme ist wie aus der Luft gegriffen; der zweite hat sichere Thatsachen zur Unterlage, denn Lageveränderungen von Muskeln oder Muskelportionen sind sicher gestellte Vorgänge, bezüglich deren ich nur an G. RUGE's Untersuchungen über die Muskulatur des Fußes erinnern will.

Ich sehe also hier keinen gesetzlosen Zustand, kein Spiel des Zufalls, welches einen und denselben Muskel bald dem einen, bald dem anderen Nerven zuführt, sondern eine Bewegungserscheinung in

der Muskulatur der Hand. Wo dieser Zustand waltet, da ist, wie ich BROOKS gern zugebe, die Innervation zur Bestimmung des Muskels nicht geeignet, aber nur so lange, als die Kenntnis der Variation ihr erstes Stadium nicht überschritten hat. Wo eine eingehendere Prüfung Hand anlegte, da ist auch jene Variation erklärbar geworden, und dann gelangt auch die Bedeutung der Innervation zu ihrem Rechte.

Wie für die Lumbricales so bestehen auch für den Flexor brevis die Bedingungen für eine Variation in der Innervation in der klarsten Weise. Wir sehen ihn (*A*) sehr allgemein durch einen tieferen Ursprung verstärkt (*B*), der selbst wieder ein Bündel (*C*) nach dem ulnaren Sesambeine abgeben kann, welches damit dem Adductor sich anschließt. So ist ihm das Ulnarisgebiet nahe gerückt. In 19 Fällen sah BROOKS den Flexor brevis (*A* + *B*) vom Medianus und Ulnaris versorgt, in 7 vom Medianus allein, und nur in 5 allein vom Ulnaris. Ist hierin nicht eine Regel zu ersehen, die ihre Ausnahme neben sich führt? Aber auch den Weg zur Erklärung der Ausnahme, durch die Prävalenz der auch sonst dem Flexor brevis zugetheilten Bestandtheile des Ulnarisgebietes, welche zu den herrschenden Bestandtheilen des Flexor brevis geworden sind.

Die Annahme eines gesetzlosen Zustandes in diesen mannigfaltigen Befunden braucht weder nach den Ursachen derselben zu suchen, noch auch nach dem in der Gesamterscheinung sich ausdrückenden Vorgange und dem Wesen desselben. Von all diesem absehend, wird man die geänderte Innervation nur als eine neue Bahn betrachten, auf welcher ein und derselbe Nerv jetzt seinem Muskel zugeht. Ob die bezüglichen Nervenfasern im Medianus, oder ob sie im Ulnaris verlaufen, oder in beiden zugleich: für die Innervation eines Lumbricalis ist es dasselbe. Gewiss ganz eben so, wie es etwa für die arterielle Blutversorgung eines Körperteiles einerlei sein mag, ob die betreffende Arterie von diesem oder jenem Aste oder Stamme sich abgezweigt hat. Wenn wir aber nichts, was da im Organismus entstand, als zufällig und folglich auch nicht als gleichgültig ansehen, so sind auch jene Verschiedenheiten der Nervenbahn als der Ausdruck einer gesetzmäßigen Veränderung zu betrachten. Wie unbedeutend sie erscheinen mögen, so müssen sie unsere Beachtung erregen, denn sie zeigen uns den Weg, auf welchem der Organismus zu Umgestaltungen gelangt. Das ist selbst dann unverkennbar, wenn man nur die Nerven aus-

schließlich beachtet und die Beziehungen der Muskulatur ganz bei Seite lässt.

Die in den besprochenen Befunden gegebenen Thatsachen lassen sich nach der Verschiedenheit der Objekte, Muskel oder Nerv von einem doppelten Gesichtspunkte aus betrachten. Bei der exklusiven Betrachtung der Muskeln zeigen sich uns wohl Variationen, allein es besteht doch im Ganzen eine größere Übereinstimmung, als wenn wir auch die Innervation mit in Betracht ziehen. Bei der Prüfung der Nerven dagegen tritt uns viel mehr hervor. Wir sehen da ein Nervengebiet sich ausdehnen auf Kosten eines anderen, und erkennen darin eine tiefergehende Veränderung. Die Verknüpfung beider Betrachtungsweisen wird jedoch am meisten förderlich, weil dadurch die Variation sowohl am Nerv als auch am Muskel verständlich wird als ein Produkt einer Bewegung oder Verschiebung, welche in den fraglichen Theilen vor sich ging. Ob dieser Vorgang der in der Hohlhand vom Ulnaris versorgte Muskulatur an die Stelle vom Medianus innervirter setzte, eine tiefere Bedeutung hat, ist vorerst nicht sicher bestimmbar. Sicher ist nur, dass er eine Veränderung vorstellt, indem in der Theilung der beiden Nerven in die radiale und ulnare Hälfte der Lumbricales der primitivere Befund liegt, eben so wie in der Versorgung der Ballenmuskeln des Daumens durch den Medianus. Somit bestehen also hinsichtlich der inneren Bedeutung jenes Zustandes mehrfache Möglichkeiten, von denen ich nur eine näher ins Auge fassen will, nachdem durch M. FÜRBRINGER die sämtlichen hierher gehörigen Fragen eine gedankenvolle und erschöpfende Erörterung erfahren haben<sup>1</sup>.

Mit Bezug auf den Körpertheil, welcher nun jene Veränderungen darbietet, ist es von Belang zu berücksichtigen, dass die beregten wechsellvollen Zustände keineswegs die einzigen sind, die wir dort antreffen. Auch in anderen Theilen der Muskulatur der Hand waltet ein großer Reichthum von Variationen. So bezüglich des Abduct. poll. longus und Ext. poll. brevis, ferner im Befunde der Strecksehnen der Finger und deren Verbindungen unter einander, dann auch bezüglich der Muskulatur des Kleinfingerballens, dazu dann noch die zahlreichen Variationen, wie sie von vielen Autoren an anderen Muskeln als meist seltenere Vorkommnisse beschrieben sind. Im Ganzen kann wohl behauptet werden, dass, außer der mimischen Muskulatur

---

<sup>1</sup> Im allgemeinen Theile der Untersuchungen zur Morphologie der Vögel. Bd. II. Amsterdam 1888. pag. 896 ff.

des Antlitzes keine andere so zahlreiche und auch tiefer greifende individuelle Schwankungen zeigt, als jene der Hand. Die Erwägung der funktionellen Verhältnisse dieses Organs lässt zwischen diesen und den anatomischen Veränderungen einen Zusammenhang annehmen, indem man die letzteren von funktionellen Änderungen ableitet. So wird es wahrscheinlich, dass in der Mannigfaltigkeit des Gebrauchs eben so mannigfaltige Veränderungen in der Muskulatur entstanden, von welchen für jetzt noch fraglich bleibt, ob sie progressiver Natur sind oder nur rein individuelle Bildungen vorstellen.

In wie weit der Anpassung hier eine Rolle zukommt, dürfte nachzuweisen eine neue und wohl nicht undankbare Aufgabe sein.

---





# Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere.

Von

**Prof. Dr. Georg Ruge**

in Amsterdam.

---

Mit Tafel XVIII—XXI.

---

## I.

### **Rückbildung der nicht ausgestoßenen Eierstockseier bei Amphibien.**

Die hier niedergelegten Beobachtungen beziehen sich auf Vorgänge, welche an der Peripherie und im Inneren von reifenden oder gereiften, aber im Ovarium verbleibenden und daher unbefruchteten Eizellen sich abspielen. Der zu schildernde Process führt zu einer allmählichen Lösung des ganzen Eiinhaltes und zu einer gleichzeitig vor sich gehenden Resorption desselben. Als Ergebnis von complicirten Vorgängen tritt uns das Eliminiren von lebensunfähigen Elementen aus dem Körper entgegen. Der Vorgang ist an sich ein normaler physiologischer und, wie es scheint, ein bei den Wirbelthieren an die Reifezeit der Eier im Eierstock oft direkt sich anschließender, periodisch sich wiederholender. In so fern dieser normale Process mit dem völligen Verschwinden von einstmals lebendigen, aber ihres Berufes verlustig gegangenen Bestandtheilen des Organismus abschließt, ist derselbe in Bezug auf die zu Grunde gehenden Eizellen ein pathologischer zu heißen. Der vom Standpunkte des Gesamtorganismus jedoch normal verlaufende und zu einem guten Ziele gelangende Process beginnt mit dem Momente, in welchem das reife, das reife oder aber der Reifung nahe Ei, an seiner Keimstätte zurückbleibend, in allen vitalen Eigenschaften

Einbuße erleidet und dann auch bald sichere Zeichen des Absterbens kund giebt. In diesem Moment zeigen sich die Elemente der Umgebung der Eizelle, welche den Eifollikel aufbauen helfen, für formative Prozesse regsamer als während der Reifezeit des Ovulum, um dieses vermöge ihrer neu erhaltenen Gestaltungsenergie allmählich ganz zu Grunde zu richten. Man gewinnt hieraus die Vorstellung, dass eine lebhaftere Tendenz des Aufhebens des einmal bestandenen Gleichgewichtes vorliege, indem Zellen im Organismus die überall wechselseitig abhängige formative Thätigkeit in dem ihnen dargebotenen ersten günstigen Augenblicke auch zu bethätigen suchen. Der Organismus verhält sich zu den von ihm erzeugten Keimprodukten, sobald sie zur rechten Zeit aus ihm nicht ausschieden, wie zu Fremdkörpern, welche für die Zellen ihrer Umgebung das Objekt der Zerstörung werden; er vollzieht das in einer Weise, welche mit manchen pathologischen Processen in großer Übereinstimmung sich befinden mag.

Die Rückbildung von Eiern im Ovarium erweckt im angegebenen Sinne Interesse. Es wird durch Einzelheiten erhöht, welche an andere histologische Vorgänge anknüpfen und für uns ein Urtheil über falsche Meinungen bereiten. Die histologischen Befunde in diesem Aufsätze sind es zum Theil, welche auch eine weitere Perspektive eröffnen, indem sie z. B. die Geschichte des Eifollikels der Säugethiere zu beleuchten vermögen; denn über die Entstehung von Bestandtheilen des GRAAF'schen Follikels erhalten wir Aufschluss durch den Vergleich der Rückbildungsvorgänge von Ovarialeiern der niederen Formen mit den normalen Reifungszuständen am GRAAF'schen Follikel der Säugethiere. Fernerhin giebt uns der einmal genau erkannte histologische Vorgang der Eirückbildung das Recht, strengstens gegen die Lehre vom Parablasten aufzutreten, in so weit dieselbe aus den unser Thema streifenden Beobachtungen sich aufbaute. Unsere Untersuchungen erhalten dadurch einen höheren morphologischen Werth und befreien sich vom Vorwurf, nach dieser Richtung hin einen verlorenen Posten darzustellen.

Als ich vor etwa drei Jahren die Bearbeitung dieses Gegenstandes aufnahm, legte ich die Untersuchungen nach Maßgabe der ihnen zugesprochenen Bedeutung an und hoffte, so manche Fragen erschöpfen zu können. Daran wurde ich durch andere Arbeiten, welche fertig gestellt wurden, wie durch Verlassen des Ortes, an welchem unter steter Anregung manche Pläne reiften, verhindert. So blieben diese Untersuchungen nach raschem Aufschwunge fast

zwei Jahre wieder liegen. Die Ruhepause möchte jedoch durch das Herandrängen von neuem Anderen allzu sehr ausgedehnt werden. So fühlte ich mich denn veranlasst, hier wenigstens Einiges des seiner Zeit Abgeschlossenen zusammenzustellen und in der Hoffnung zu veröffentlichen, durch neues Material zur Vertiefung einiger Fragen beizusteuern.

### 1. Rückbildungsvorgänge am Ovarialei von *Siredon pisciformis*.

In dem Ovarium eines im December getödteten Thieres fielen neben großen und kleinen, vollkommen normal aussehenden Eiern solche auf, welche die Größe des gereiften Eies besaßen, aber durch den Besitz eines mit bloßem Auge erkennbaren engen Gefäßnetzes an ihrer ganzen Oberfläche von den ersteren sich unterschieden. Außerdem erschienen Elemente, die wohl ihrem ganzen Verhalten nach ebenfalls als Eier anzusprechen waren und zwischen jenen zerstreut lagen, aber durch eine röthlich graue, oft ins Bräunliche übergehende Färbung und durch eine große Unregelmäßigkeit der Oberfläche einen abnormen Habitus darboten. Diese letzteren waren in allen Größen vertreten. Oft konnten an Stellen der Innenwand des eröffneten Ovarium nur kleine prominirende Körper bei besonderer Aufmerksamkeit wahrgenommen werden. Andere nahm man bei Lupenvergrößerung und noch andere erst an mikroskopischen Schnitten wahr.

So waren im Ovarium zwei Typen von Eiern vertreten, von denen der eine auch bei mikroskopischer Untersuchung aus Stadien des reifenden normalen Eierstockseies bestehend sich ergab. Den Reifungsprocess dieser Elemente habe ich untersucht. Die Mittheilungen von O. SCHULTZE über den gleichen Gegenstand lassen es überflüssig erscheinen, auf letzteren ausführlich einzugehen. Der andere Typus umfasst erstens die Eier von normaler Größe mit peripherem Gefäßnetz und zweitens diejenigen, welche sich durch abnorme Färbung und durch Unregelmäßigkeiten ihrer Gestalt hervorthun. Sie sind nicht mehr sphärisch, oft langgezogen oder mit Vorsprüngen und Einsenkungen versehen. Alle diesem Typus zugehörigen Eier sind abgestorben und einem Reduktionsprocesse bereits verfallen. Je kleiner die Elemente dieser Gattung sind, um so weiter ist der Reduktionsprocess vorgeschritten, so dass wir bei dem Zusammenhalten der Erscheinungen an den größeren bis zu den kleineren Elementen eine Übersicht über den fortlaufenden De-

struktionsprocess gewinnen. Da kleinere Elemente in der Regel nicht den Beginn, sondern ein Endstadium der Rückbildung aufweisen, so schließen wir, dass die kleineren Eier dieser Gattung einstmals groß, reife, oder der Reife wenigstens nahe stehende Eier waren, was wir für die großen Elemente aus guten Gründen annehmen. Die genaue Zeit des intensiven, an den aus dem Ovarium nicht ausgestoßenen Elementen sich abspielenden Rückbildungsprocesses vermag ich nicht anzugeben. Die Wahrscheinlichkeit liegt jedoch vor, dass im Eierstocke die sich rückbildenden Eier aus mehreren Reifungsperioden versammelt sind, dass der Rückbildungsprocess fortwährend, aber in verschiedener Intensität spielt. Die letzten Residuen der Eier sind derartig organisirt, dass deren völlige Entfernung aus dem Körper rasch nicht gut sich vollziehen kann, dass sie desshalb lange Zeit nachweisbar bleiben.

Einen Überblick über die Formen und den Bau der abgestorbenen, sich rückbildenden Eier gewinnt man aus den auf Tafel XVIII befindlichen Figuren. An ihnen fallen recht wesentliche Dinge auf. Da eine Reihe verschiedener, z. Th. weit aus einander liegender Stadien gewählt wurden, die der Figurenzahl nach auch im Grade der Rückbildung auf einander folgen, so betrachten wir sie auch nach einander.

Auf den Figuren 1 und 2 findet man die Abbildungen von dem Aufbau zweier Eier, wie sich derselbe an den für die mikroskopische Untersuchung hergestellten Schnittpräparaten zu erkennen giebt. Die Größe der Eier entsprach ungefähr derjenigen von gereiften Elementen. Die abgebildeten Schnitte entstammen etwa der Mitte fortlaufender Serien. Die Eier sind mit *A* und *B* bezeichnet. Das Ei *A* der Fig. 1 zeigt eine annähernd kreisrunde Gestalt, ist jedoch an mehreren Stellen durch kleinere und größere Einbuchtungen von normalen Eiern verschieden. Die ursächlichen Momente für die Unregelmäßigkeiten der Oberfläche liegen einerseits in der Umgebung, d. i. außerhalb des Eies, andererseits sind sie in der Nachgiebigkeit des Eiinhaltes zu suchen. Letztere ist als die Folge des Absterbens des Eies zu betrachten und gestattete der Nachbarschaft einen mechanischen Einfluss auf das Ei, der sich in Druckstellen zu erkennen giebt. So sieht man am Ei rechts und links oben zwei ausgedehntere Impressionen, welche unschwer auf die zwei pigmentirten Nachbarkörper zu beziehen sind. Im Inneren des Eies *A* befindet sich reichliches Dottermaterial, welches, das Centrum ausfüllend, von der Peripherie durch eine mehrschichtige

Epithellage abgedrängt bleibt. Die Dotterelemente sind wie im normalen ausgereiften Ei geformt. In diesem Punkte stimmt also Ei A mit einem normalen reifen Ei völlig überein. Es unterscheidet sich aber dadurch völlig von diesem, dass es bei sorgsamem Durchforschen der ganzen Schnittserie auch nicht die zartesten Spuren eines Eikernes zu erkennen giebt. Dass ein Keimbläschen einstmals vorhanden war, ist nicht zu bezweifeln; dies deutet ja auch der Dotter an, den wir als ein Reifungsprodukt eines auch mit dem Keimbläschen versehenen Eies kennen. Die Art des Verlustes des Keimbläschens konnte ich trotz eifriger Nachforschungen an vielen dem Ei A entsprechenden Elementen nicht ermitteln. Das von Siredon pisciformis mir zu Gebote stehende Material enthielt kein günstiges Stadium für diese Zwecke. Das Keimbläschen verschwand; statt seiner finden sich im Dotter eine große Anzahl zelliger Elemente, welche, mit Kern und hellem Körper versehen, auf allen Schnitten der Serie angetroffen werden. Auf der Figur A wird man unschwer die den Dotter durchsetzenden Zellen erkennen. Sie erwiesen sich schon bei geringer Vergrößerung als von sehr verschiedener Größe. Kleinere Elemente liegen dem Centrum des Eies benachbart. Größere Zellen liegen dicht beisammen an der Peripherie des Dotters, um an vielen Stellen der Eioberfläche ganz kontinuierlich in eine, zwei bis drei Zellenlagen besitzende Epithellage überzugehen. Der kontinuierliche Zusammenhang der frei im Dotter lagernden Elemente mit dem Epithellager entscheidet ohne Weiteres nicht das Fragliche über eine Herkunft der freien Zellen vom geschlossenen Epithel oder des Epithels von den ersteren aus. Von Bedeutung bleibt aber immerhin der Zusammenhang, wie er uns auf Fig. 1 entgegentritt.

Das mehrschichtige Epithellager umgiebt die ganze Oberfläche des Eies und erscheint daher auf den Schnittpräparaten als ein Ring. Die Zellen des Epithels sind ansehnlich; sie gehen gegen den Dotter hin in solche mit gewölbter Oberfläche über, denen die im Dotter frei liegenden Zellen in verschiedenster Weise anzulagern pflegen. Da die peripheren Dottertheile zwischen die Zellen eingreifen, so ergiebt sich nach dem Entfernen der letzteren ein Bild, wie es die Fig. 8 uns vorführt. Die Oberfläche des Dotters ist hier gezackt, mit vielen verschieden großen Buchtungen versehen, in denen einzelne Zellen und Zellenkomplexe lagerten. Das mehrschichtige Epithellager ist an dem Eie A an der nach oben an der Figur gekehrten Hälfte der Umgebung hell, während es am ent-

gegengesetzten Pole dunkel pigmentirt erscheint. Es entspricht die Vertheilung des Pigmentes genau derjenigen im reifen Ei von *Siredon pisciformis*. In gleicher Weise sind die dem pigmentirten Theile des Epithels benachbarten freien Zellen im Dotter mit Pigment imprägnirt, während ein Gleiches von den Nachbarzellen des unpigmentirten Epithellagers nicht gilt. Da das Ei *A* der Größe und dem Dotter nach einem normalen reifen Ei entspricht, ein solches aber die Pigmentlage auf einen und zwar den animalen Pol vertheilt zeigt, so scheint daraus hervorzugehen, dass der animale Pol am Eie *A* der Fig. 1 sich durch den Pigmentreichthum noch verräth, fernerhin dass ein Theil des Pigmentes von der Oberfläche durch die freien Zellen im Dotter entfernt und in das Innere des Eies transportirt wurde. Solches ergiebt sich bei der Beurtheilung des einen uns vorliegenden Zustandes. Im Inneren des Eies *A* nimmt man nun außerdem noch zellige Elemente wahr, welche sich schon bei schwacher Vergrößerung durch den Besitz mehrerer Kerne auszeichnen, die, weit entfernt vom Epithellager, ihre Herkunft nicht ohne Weiteres verrathen. Dem ganzen Habitus nach sind sie verschieden von den mehr peripheren, an das Epithel angrenzenden Elementen.

Das Ei ist von einem kontinuierlichen einschichtigen Plattenepithel umgeben, welches jenem erst erwähnten mehrschichtigen Epithel ganz dicht anliegt. Dieses platte Epithel, welches O. SCHULTZE Innenepithel nennt, ist durch die Nachbarschaft von Blutgefäßen ausgezeichnet, welche unter ihm abgeplattet liegen, zugleich aber an die oberflächlichen Zelllagen des hohen mehrschichtigen Epithels angrenzen. Auf der Fig. 1 nimmt man oben und unten je einen Gefäßdurchschnitt von platter Gestalt wahr. Die Gefäße sind gegen die Oberfläche vorgebuchtet; auf der linken Seite des Eies findet sich ein Gefäß vor, welches konvex gegen das mehrschichtige Epithel sich einbuchtet. Da einem normalen Ei derartige Gefäße nicht zukommen, so betrachten wir die Blutgefäße, welche innigere Beziehungen zum Eiinhalte aufweisen, als von außen gegen diesen vorgedrungen. Sie werden vielleicht früher als die von der Oberfläche entfernteren Gefäße vorhanden gewesen sein, wie sie auch am Ei *A* in den beiden platten Blutgefäßen angetroffen werden. Der Zutritt der Gefäße zum Ei ist überall da ermöglicht, wo dieses mit dem Bindegewebsgerüst der Ovarialwand zusammenhängt. Die Blutgefäße sind der Oberfläche des reifenden oder gereiften Eies ursprünglich fremd und sind demgemäß, da wir das Ei *A*

mit Produkten der Reifung versehen finden, an diesem als neugebildete anzusehen. Je tiefer die Gefäße gegen den Eiinhalt eingreifen, je älter sind sie.

Die vom Ei *A* aufgezählten Eigenschaften sind in verschiedenem Maße auch Besitzthum aller derjenigen untersuchten Elemente von *Siredon pisciformis*, welche am wenigsten von normalen sich unterscheiden.

An anderen, bereits größeren Veränderungen ausgesetzt gewesenen Ovarialeiern fallen die äußeren Formverhältnisse stärker ins Auge. Die sphärische Gestalt ist durch eine unregelmäßige, gestreckte oder hier und da gebuchtete ersetzt. Dies ist z. B. am Ei *B* der Fig. 2 erkennbar, welches der Länge nach durchschnitten ist. An diesem Ei sind alle vom Ei *A* beschriebenen Bestandtheile unschwer wieder zu erkennen. In dem Vorhandensein reichlicherer Blutgefäße an der Peripherie bestehen Unterschiede zwischen beiden Eiern. Aber auch in der Lagerung der Gefäße traten Veränderungen ein. Man erkennt sie wie früher noch mit platten Wandungen versehen; an mehreren Stellen hingegen sind die Gefäße gegen das Ei ausgebuchtet und ragen z. Th. in das mehrschichtige hohe Epithel hinein, z. Th. verdrängten sie dasselbe sogar. Die mächtigste Gefäßschlinge befindet sich auf der Fig. 2 oben links; sie ragt fast bis an die Dotterrinde (*x*). Die mehrschichtige Epithellage ist hier schärfer gegen den Dotter abgesetzt. Es fehlen die reichlichen, frei in den Dotter ragenden Zellen. Dieser Zustand kann als ein Vorstadium des am Ei *A* auftretenden betrachtet werden.

Eier, welche makroskopisch als weiter rückgebildete deutlich durch Einschrumpfen ihrer Oberfläche sich zu erkennen geben, zeigen im Baue wesentlich die Eigenschaften der Eier *A* und *B*. Nur findet man an der Oberfläche einen reicheren Gehalt an Blutgefäßen, welche auch tiefer in die mehrschichtige Epithellage und selbst in den Dotter allenthalben eindringen. Der Dotter füllte sich mit einem größeren Reichthum an zelligen Elementen, die ebenfalls den Zusammenhang mit dem peripheren Epithel beibehielten.

Bei noch weiter vorgeschrittener Rückbildung der Ovarialeier findet man die an der Oberfläche sich äußernde Schrumpfung im Einklange mit der Verminderung des Dottermaterials. Neue Momente drängen sich hervor, in so fern die unter dem Plattenepithel gelegene mehrschichtige Zelllage als eine geschlossene Epithelialmembran allmählich verschwand und gleichzeitig ihrer reichen Blutgefäße verlustig ging, welche mehr in die Tiefe rückten. Im Dotterinneren



finden sich an Stelle einzelner Zellen Gruppen von Elementen. Diese treten namentlich gegen das Centrum des Eies dicht gedrängt auf. Diese Zellgruppen im Inneren des Eies sind zuweilen von reichlichen Pigmentschollen umgeben, welche auch an Zellen geknüpft sein können. Die Zellgruppen haben den Dotter verdrängt und liegen dann an helleren Stellen ohne Dotterplättchen. Von diesen Plätzen pflegen an weit reducirten Eiern helle Straßen auszugehen, welche, oft verzweigt, gegen die Oberfläche des Eies hinziehen, in welchen hinwiederum oft Zellen zu finden sind. Es fehlen dann also stellenweise die schon im Ganzen verminderten Dotterelemente vollkommen. Sie sind, wie wir einem jeden Befunde entnehmen, aus dem Ei verschwunden. Hierbei spielten, wie wir sehen werden, die im Ei vorhandenen Zellen eine hervorragende Rolle. Ovarialeier, welche auf diesem Stadium der Rückbildung sich befinden, gewinnen nach Maßgabe ihrer Schrumpfung eine engere Beziehung, etwa wie kleinere unreife Eizellen, zur Wandung des Ovarium und erscheinen nach und nach als unbedeutende, in die Ovarialhöhle ragende Vorsprünge der Hülle.

Auf der Fig. 3 findet sich der Querschnitt eines in der Rückbildung weit vorgeschrittenen Ovulum abgebildet, welches mit sehr unregelmäßiger Oberfläche ausgestattet, von der Wand in die Innenhöhle des Ovarium hineinragt. Das einschichtige Plattenepithel geht von der Wandung des Eierstockes direkt auf die Oberfläche des Eies über. Die Umschlagstellen des Epithels liegen so weit auseinander, dass ein großer Theil des Eies in die Ovarialwand hineinbezogen ist. Der Dotter hat seine Gestalt eben so wie das ganze Ei verändert; seine Peripherie ist mit unregelmäßigen Vorsprüngen versehen, hier und da gegen die Umgebung verwischt. Zwischen Dotter und dem oberflächlichen Plattenepithel befindet sich eine breite helle, auch unregelmäßige Zone, welche mit vielen, verschiedenen weit von einander entfernten Zellen erfüllt ist. Auch finden sich hier Pigmentschollen, frei liegend oder an Zellen gebunden. Von der hellen Zone führen ins Dotterinnere helle Stränge, mit Zellen angefüllt, in einen centralen zellreichen hellen Herd. Auch hier sind Pigmenthaufen in und um die Zellen wahrnehmbar. Gefäßschlingen werden in solchen Eiern hier und da, aber nicht häufig mehr gefunden. Sie bilden sich bis zu einem gewissen Höhepunkt aus und darauf zurück. Der Ausbildungsgrad ist dabei immer vom Dottervorrath abhängig.

Dass wir es bei diesem unförmigen, atypischen Gebilde wirk-

lich mit einem Ei zu thun haben, geht aus dem Zusammenhalten mit anderen, weniger weit veränderten Elementen hervor, welche im Inneren durch Zellen und Blutgefäße vollkommen organisirt sind und wohl auf der Höhe des Rückbildungsprocesses stehen. Diese Stadien bieten noch anderweitiges Interesse und sollen bei anderer Gelegenheit ausführlicher besprochen werden. Ferner legen aber der Dottergehalt, die Lage im Ovarium und andere Faktoren Zeugnis für die Einatur der geschilderten Elemente ab.

Durch die Anwesenheit von Dotterresten lassen sich noch weiter rückgebildete Eier ohne Schwierigkeiten erkennen. So finden sich auf der Fig. 4 drei Schnitte (*I*, *II*, *III*) durch ein Ei abgebildet, von denen Schnitt *I* und *II* Dottermassen aufweisen. Dieselben verhalten sich ähnlich wie am Ei *C* (Fig. 3), in so fern sie mit einem centralen Zellenherd erfüllt sind und von dem oberflächlichen Plattenepithel durch eine helle, zellenerfüllte Zone getrennt bleiben. Der Schnitt *I* zeigt uns das Ei *D* frei im Binnenraum des Ovarium liegend, der Schnitt *II* dasselbe in Verbindung mit der Ovarialhülle, an der noch eine ziemlich genau bestimmbare Grenze gegen das Nachbargewebe besteht. Auf Schnitt *III*, welcher den Rand des Elementes traf, ist die Grenze zwischen Ei und Nachbartheil schwer bestimmbar.

Auf der Fig. 6 findet man im Ei *K*, welches von der Ovarialwand in die Höhle vorspringt, Reste von Dottermassen, in dessen Innerem central eine helle, ungefärbte Materie sich vorfindet und Zellen peripher von dieser sich zeigen. Eine helle Zone ist an der Oberfläche dieses Eies nicht mehr nachweisbar.

Durch die Anwesenheit von Dotterresten lassen sich Theile des Ovarium als rückgebildete Eier erkennen, welche viele andere Eigenschaften von normalen Elementen einbüßten und vielleicht nur noch als in die Ovarialhöhle hineinragende Prominenzen eine Deutung als Eier zulassen. Im Ei *F* der Fig. 1 ist ein solches Element dargestellt. Dotterreste befinden sich gegen die Basis zu, mit welcher das Ei der Wandung des Eierstockes anlagert. Der Körper ist von einem einschichtigen Plattenepithel kontinuierlich überzogen. Der ganze langgestreckte Körper ist mit Pigmentschollen durchsetzt, die theilweise dicht um den Dotterrest und auch in diesem sich vorfinden. Ist nach der einen Seite hin der Dotter als specifischer Bestandtheil des Eies zu betrachten und weist er in so fern z. B. auch auf die Natur der als »Ei« *F* bezeichneten Körper hin, so kann hinwiederum die Anwesenheit von Pigmentschollen als ein Diagnosticon für ein verändertes

Ei darum nicht bezweifelt werden, weil wir das normale reife Ei als die Bildungsstätte des Pigmentes kennen und weil wir dasselbe in den als degenerierte Eier sicher anzusprechenden Ovarialtheilen vorfinden, weil wir das Pigment an anderen Stellen des Ovarium aber vermissen. Man gewinnt so aus der Thatsache, dass Pigmentschollen stets in den rückgebildeten und gereift gewesenen Eiern vorhanden sind, die Vorstellung, dass bei der Resorption des Eihaltendes das Pigment, einen sehr langen Widerstand bietend, sich bis in späteste Perioden des Reduktionsprocesses erhält. So werden wir denn auch, falls diese Meinung zu Recht besteht, keinen Anstand nehmen, die ähnlich dem Ei *F* geformten Theile im Ovarium als rückgebildete Eier anzusprechen, trotzdem auch die letzten Dotterreste als sichere Merkmale für die Einatur verschwanden. Solche in die Ovarialhöhle einragenden Körper finden sich auf Fig. 1 dargestellt und sind als Ei *G* und *H* bezeichnet. Plattenepithel umgiebt die keulenförmigen Körper, Pigmentschollen und zerstreute Zellen durchsetzen das Innere.

Noch kleinere pigmentirte Ovarialkörper verdecken die Einatur mehr und mehr; sobald sie ein wenig in den Binnenraum des Ovarium einragen, ergiebt sich für sie noch eine Anknüpfungsmöglichkeit an Formen wie an die Eier *G* und *H*. Auf der Fig. 5 sind zwei auf einander folgende Schnitte durch ein solches Ei (*E*) dargestellt. Die pigmentirten Stoffe sind hier mit dem Einschrumpfen des Eikörpers in die Ovarialwandung hineinbezogen, so dass wir selbst in der Umgebung des prominirenden Abschnittes des Eies *E* Pigment wie abgetrennt wahrnehmen können. Da mit der Eirückbildung bis zu kleinen pigmentirten Anhängen der Ovarialhülle für die Umgebung Platz geschaffen wird, so erklärt sich, dass die Entwicklung, das Reifen neuer Eier in der Nachbarschaft degenerirter Eizellen begünstigt wird. Ein solches reifendes Ovulum treffen wir rechts vom Ei *E* an. Auch Blutgefäße, verschieden stark entwickelt, können die nächste lokale Beziehung zu den Eiresiduen eingehen. Links vom Ei *E* findet sich ein derartiges größeres Gefäß.

Bilden die Eikörper sich noch weiter zurück, so ergeben sich Zustände, in denen unter Verlust der Prominenz des Eies in das Ovarialinnere die letzten Pigmentschollen in der Wandung liegen bleiben und zellige Elemente in der Nachbarschaft in verschiedenem Grade jene ersteren umgeben. So sind es also die Pigmentschollen, deren Anwesenheit auf Reste, auf den ursprünglichen Sitz von Eiern

hindeuten. In diesem Sinne sind, wie ich glaube annehmen zu dürfen, die als Ei *L* der Fig. 6 und als Ei *N* der Fig. 4 bezeichneten Stellen der Ovarialwand zu beurtheilen.

Mit einer Auflösung des ganzen Eiinhaltes bis auf den Pigmentgehalt wird die Existenz des Eies allmählich aufgehoben. So muss ein Verhalten sich einstellen, in welchem das Pigment nicht mehr als Bestandtheil eines Eies im Ovarium besteht, obschon es solches war, sondern zu einem einfachen Bestandtheile der Ovarialwand wird. Als ein solcher ist das Pigment beeinflusst durch die in letzterer sich entwickelnden Elemente. Sind es neue reifende Eier, so können sich dieselben in den Pigmentresten ausdehnen und allmählich selbst mit einem Hofe von Pigmentschollen umgeben sein. Gleiches erfahren die im Pigmente sich ausbildenden Blutgefäße. Auf der Fig. 7 sieht man ein junges normales Ei durchschnitten, dessen ganze Peripherie von größeren und kleineren Pigmentschollen angefüllt ist. Auf der Fig. 5 enthält die nach oben gerichtete Wandhälfte eines großen Blutgefäßes Pigmentreste.

Man könnte nun wohl auch so weit gehen zu behaupten, dass überall da, wo im Ovarium von *Siredon pisciformis* größere Pigmentschollen sich vorfinden, auch die Stellen gereifter, nun aber zu Grunde gegangener Eier bezeichnet sind. Ich huldige dieser Ansicht, ohne Einwänden direkt entgegenzutreten zu können; denn warum sollten nicht auch Pigmentschollen auf andere Weise entstehen? So lange aber ein anderer Entwicklungsmodus nicht nachgewiesen ist, darf unsere Meinung bestehen. So deuten wir denn auch die Pigmentschollen, welche sich im Epithel von degenerirenden Eiern sich oft vorfinden, als letzte Residuen eines älteren rückgebildeten Eies, so dass an der Oberfläche der einen Generation Andeutungen einer früheren noch vorhanden sind.

Der Process der Rückbildung von gereiften Ovarialeiern vollzieht sich, wie es bei schwacher Vergrößerung sich offenbarte, in der beschriebenen Weise. Diese Reduktion ist von einer Resorption des Eiinhaltes begleitet. Da dieser hauptsächlich aus Dottermaterial besteht, und derselbe sich allmählich mit zelligen Elementen erfüllt, so drängt sich die Vermuthung auf, dass letztere mit dem Verschwinden des Dotters zu thun haben. Das wird um so wahrscheinlicher, als nach und nach im Dotter hellere Straßen entstanden, die wahrscheinlich von weicheeren Bestandtheilen erfüllt sind. Dass aber der Dotter in der That eine Art von Erweichung erleidet, geht

daraus hervor, dass derselbe in weiter reducirten Eiern nicht mehr aus getrennten Dotterplättchen besteht, dass diese vielmehr zu einer gemeinsamen Masse verschmolzen sind. Dieser Process leitet sich in kleineren Distrikten bereits in weniger weit in der Reduktion vorgeschrittenen Eiern ein. Bestimmte chemische Eigenschaften verbleiben dabei der Dottersubstanz. So vermag man z. B. die letztere stets durch Behandlung der Schnitte mit Bleu de Lion nachzuweisen. Andere Hilfsmittel mögen an Güte jenem Farbstoffe gleichkommen, welcher für unsere Zwecke sich als zuverlässiges Reagens erwies.

Die mikroskopische Untersuchung unserer Objekte giebt befriedigenden Aufschluss auch über feinere Entwicklungsvorgänge. Da dieselben mannigfaltiger Art sind, sondern wir sie von einander und behandeln zuerst

#### a. Vorgänge an der Peripherie des Eies.

Eiepithel. Das sich rückbildende Ei von *Siredon pisciformis* ist jeder Zeit, wie wir sahen, von einem einfachen Plattenepithel abgegrenzt. Unter demselben findet sich eine mehrschichtige Zelllage, welche in frühen Stadien dicht um das Ovulum einen epithelialen Charakter trägt. Es handelt sich zuvörderst darum, die Herkunft dieses mehrschichtigen Epithels um das Ovulum festzustellen. Diese Frage findet bis zu einem gewissen Grade durch die Befunde bei *Siredon* eine sichere Lösung, vor Allem durch das Studium der Schnittserien durch Eier, an denen das mehrschichtige Epithel stellenweise vorhanden ist. Die Entwicklung zu einem mehrschichtigen Epithel vollzieht sich nämlich an der ganzen Oberfläche nicht gleichmäßig, so dass neben den fertigen Zuständen auch indifferente sich auffinden lassen. Solche sehen wir auf den Fig. 9, 10 (1—7), 11, 12, 13 etc. mit allen möglichen erkennbaren Übergangszuständen abgebildet, aus welchen sich folgende Vorstellung aufbaut. Unter dem einschichtigen platten Epithel befindet sich eine Lage von Zellen, welche peripher z. Th. einen platten Charakter tragen und dann entweder in einer Lage, oder stellenweise in mehreren Lagen sich vorfinden. Zum Theil erscheinen diese Zellen von größerem Höhendurchmesser und besitzen dann eine abgeplattete Oberfläche und eine gegen den Dotter einragende unregelmäßige konvexe Fläche. Wiederum findet man Stellen, an welchen platte Elemente an der Oberfläche und höhere in der Tiefe sich befinden, wobei man den Eindruck eines genetischen Zusammenhanges beider erhält. Derartige Zustände wird man unschwer aus den Fig. 10, 11, 12, 13, 14, 17, 20 und

anderen erkennen. Mit der allmählichen Höhenzunahme der Elemente stellt sich ein Zustand ein, welcher einen scharfen Gegensatz zwischen ihnen und den Elementen des Epithels, dessen Ursprung wir eruiren wollen, mehr und mehr verschwinden lässt. Auf der Fig. 9 (*I* und *II*) haben die oberflächlichsten Zellen bereits ihre platte Form mit einer hohen Gestalt vertauscht und senken sich mit Fortsetzungen zwischen die hohen, dem Dotter auflagernden Zellen ein. Auf der Fig. 17 sieht man die oberflächlichen Elemente den platten Charakter bewahren, während tiefere, mehr aufgeblähte Elemente im Übergange zu den dem Dotter auflagernden Zellen sich nachweisen lassen. Auf der Fig. 15 ist linksseitig eine scharfe Grenze oberflächlicher und tieferer Zellen nicht erkennbar. Auf Fig. 10 (*1*) sind oberflächliche und tiefe Elemente stellenweise durch eine der Oberfläche des Eies parallel verlaufende Kontour scharfer abgegrenzt; während etwa in der Mitte eine in das Dotter- oder Eiepithel (so wollen wir nunmehr die dem Dotter benachbarte Zelllage bezeichnen) einragende Zelle die scharfe Grenze aufhebt. Auf Fig. 10 (*4*) ist letztere scharfer ausgesprochen; aber die aus mehreren Zellschichten zusammengesetzte oberflächliche Lage lässt an den tieferen Elementen noch einen hellen großen Leib erkennen, den die peripherischen nicht besitzen. Die Fig. 10 (*3*) hingegen zeigt bei scharfer Abgrenzung der äußersten Zelllage gegen das Dotterepithel in diesem noch oberflächliche Zellen mit kleinem Leib, durch welchen sie an die Übergangszellen erinnern.

Halten wir alle diese Zustände zusammen und wägen wir sie in Bezug auf ihre Genese ab, so spricht sich das Urtheil dahin aus, dass die unter dem einschichtigen Plattenepithel des Eies befindliche Zelllage durch Wucherung mehrschichtig wurde und durch Vergrößerung der tiefen Zellen ein hohes Dotterepithel hervorgehen ließ, welches sich allmählich scharf absetzt. Das der Rückbildung anheimfallende Ei erweist sich bald mit einer dreifachen Zelllage, deren jede Selbständigkeit aufweist, umgeben: 1) einem oberflächlichsten einschichtigen Plattenepithel; 2) einer darauf folgenden Lage von einer Zelle oder mehreren über einander liegenden platten Elementen; 3) einem großzelligen, den Dotter berührenden Dotter- oder Eiepithel. Alle drei Lagen wird man auf den Fig. 10 (*5* und *6*), 12, 13, 14 und 20 zu unterscheiden vermögen. Die mittlere Schichte birgt auf Fig. 12 und 13 mehrere Zellen über einander, auf den Fig. 10 (*5*, *6*, *7*) und 14 nur eine Lage von Elementen. Da letzterer Zustand an den Stellen mit wohl ausgebildetem Dotterepithel der

normale zu sein scheint, so schließen wir, dass die Vergrößerung des Dotterepithels die mittlere Lage beeinflussend zu einer einschichtigen zu reduciren im Stande sein kann.

Es erscheinen an den Elementen der mittleren Lage Zeichen, die auf Rückbildung hindeuten mögen, die sich in Zerklüftungen der Kerne, in direkter Kerntheilung äußern. So erkennt man im Stadium des engeren Zusammenhanges der mittleren Zelllage mit dem Dotterepithel (Fig. 9 *I* und *II*) alle Zustände von Kernzerfall. Bei *I* liegt links ein eingeschnürter, chromatinreicher Kern, bei *II* findet man links, dem großen Kernleibe anliegend, wohl auch noch zugehörig, mehrere Kerntheile, rechts einen in vier Theile zerfallenen Kern, welche durch feine Fäden zusammenhängen: bei *I* und *II* wird man auch Zellen mit mehreren Kernen erkennen, welche ein weiteres Stadium der Kernspaltung vorstellt. Solche Zustände treten in allen Stadien der Eirückbildung auf. Es neigen die Elemente der mittleren Schicht schon frühzeitig zum Kernzerfalle hin, der uns in allen Formen entgegentritt. Auf Fig. 10 (3) sind auf dem Schnitte drei Kerne einer Zelle getroffen, auf Fig. 11 fünf kleine Chromatinkugeln; auf Fig. 15 werden alle Abspaltungszustände gefunden. Da trotz der Kernspaltung in späteren Phasen keine Verdickung der mittleren Schicht, vielmehr eine Einschrumpfung eintritt und oft nur eine Lage platter Zellen übrig bleibt, so schließen wir daraus auf eine Rückbildung der mittleren Zone. Auch die Erscheinung, dass keine indirekte Kerntheilung mit nachfolgender Zelltheilung bei den Befunden von Siredon erkennbar ist, lässt den Verlust vitaler Eigenschaften an den Elementen der mittleren Lage der Eihülle vermuthen.

Die obersten Zellen des Dotterepithels zeigen nicht selten Übereinstimmung mit den in den Elementen der mittleren Lage sich abspielenden Vorgängen. So erkennt man auf der Fig. 10 (3) in zwei oberflächlichen Dotterepithelzellen beginnende und beendigte direkte Kernspaltungen. Auf Fig. 20 sind sogar tiefere Elemente des Dotterepithels mit mehreren, sechs Kernprodukten erfüllt: sie deuten auf frühzeitiges Aufgeben normaler Eigenschaften dieser Elemente hin.

Das Dotterepithel des sich rückbildenden Eies nimmt aber im ganzen Großen, nachdem es von der mittleren Lage sich abgrenzte, eine rasche Ausbildung. Fast alle Abbildungen der Taf. XVIII und XIX legen Zeugnis dafür ab. Wir sehen den Zelleib sich vergrößern, Anfangs nach allen Richtungen wachsen, um dann eine kubische Form anzunehmen (vgl. Fig. 10 5, 13, 16, 25). Der Kern

schwillt an, wird elliptisch oder sphärisch und zeigt dann meist eine schöne Struktur und Ansammlung von Kernkörperchen. Die weitere Größenzunahme der Elemente des Dotterepithels vollzieht sich allmählich gegen den Dotter hin. Die Zellen werden hoch und ragen mit plumpen, buckligen Vorsprüngen in den Dotter hinein. Solche Zustände wird man aufs schönste auf den Fig. 10 (6 und 7) und 12 wahrnehmen können. Die einzellige Epithellage geht bald in eine mehrschichtige über. Es verlassen einzelne Zellen die Oberfläche und rücken gegen den Dotter. Anfangs liegen sie noch zwischen den tiefen Theilen der oberflächlichen Zellen (Fig. 10 3, 12, 13), darauf lösen sie sich weiter und weiter los und können dann selbst eine eigene, dem Dotter unmittelbar auflagernde Schicht repräsentiren (Fig. 16). So bilden sich zwei oder mehrere Zelllagen aus; die Zellen der tiefsten sind dann kleiner und unregelmäßig gegen den Dotter geformt, während die oberflächlichen Zellen hoch und gegen einander abgeplattet sind. Es findet im Dotterepithel sicherlich neben dem Wachsthum auch eine Vermehrung der Elemente statt. Man sieht Zellen mit mehreren Kernen. Auf Fig. 19 trägt eine Zelle zwei Kerne mit schöner Struktur. Auf der Fig. 14 ist eine Zelle dargestellt, welche durch die Kontour gleichmäßig abgegrenzt ist, im Inneren aber drei Abtheilungen zeigt, welche z. Th. abgegrenzt erscheinen; zwei von diesen Zellabtheilungen enthalten je einen Kern mit Strukturen und Kernkörperchen. Die andere Zellabtheilung zeigt den Kern auf dem nächstfolgenden Schnitte der Serie. Ich halte den ganzen Komplex für ein nach der Theilung des Kernes auch in verschiedene Zellleiber zerfallendes Element. Auf der Fig. 11 a finden wir zwei in einer Zelle neben einander liegende Kerne, welche gegenseitige Abplattung und feine Strukturen zeigen. Ob es sich bei der Vermehrung der Dotterepithelien um direkte oder indirekte Kerntheilung handelt, entscheiden unsere Beobachtungen nicht; doch wird eine Annahme von indirekter Kerntheilung unwahrscheinlich, in so fern eine jede hohe wohlentwickelte Zelle einen großen Kern mit schönen Strukturen enthält und niemals Kernabschnürungen, wie diese bei direkter Theilung vorkommen, aufweist, wohl aber in einer Zelle zwei Kerne mit schönen Strukturen sich vorfinden.

Die Beziehungen der tiefen Zellen zum Dotter werden intensiver, indem diese allmählich vom Epithelverbande sich ablösen und dann völlig vom Dotter umgeben werden; sie sind dann in letzteren hineingertickt. Diese intravitellinen Elemente nahmen ihre Ent-



stehung also jenseits des Dotters und erscheinen erst nach dem Tode der Eizelle und dann noch verhältnismäßig spät als Bestandtheile des Dotters. Die Fig. 1, 2, 11 und 16 sprechen für die Abkunft der intravitellinen Zellen vom Dotterepithel. Ich beschränkte mich auf diese wenigen Abbildungen, welche für die Herkunft der intravitellinen Zellen zeugen. Für die ausgesprochene Ansicht sind aber auch die übereinstimmenden Strukturen der intravitellinen Elemente mit den Zellen aus dem Verbande des Eiepithels anzuführen. Die intravitellinen Zellen gelangen nach und nach tiefer in den Dotter hinein und werden schließlich an allen Stellen vorgefunden. Aber nicht alle im Dotter vorkommende Zellen stammen vom hohen Dotterepithel her.

Bevor die Struktur und die reichlichen Umbildungen der vom Dotterepithel herstammenden Zellen dargestellt werden, handle es sich um die Herkunft der anderen, im Dotter vorkommenden Elemente. Sie stammen aus den Blutgefäßen. Den Beweis hierfür liefern uns die Schnittserien und die folgenden Beobachtungen an ihnen.

### Blutgefäße der sich rückbildenden Eier.

Alle Blutgefäße treten von denjenigen Stellen zur Oberfläche des Eies, an welchen dieses mit den Wandungen des Ovarium zusammenhängt. Sie gelangen unter das einschichtige platte Epithel und nehmen Platz in der mittleren Zellschicht oder der mittleren Eihülle, um in dieser in verschiedenem Maße an das hohe Dotterepithel sich anzulehnen. Solche Zustände finden sich auf den Fig. 1, 2, 10 (2), 16, 21, 22, 23, 29, 31 bildlich dargestellt. Auf den Schnitten sind die Gefäße durch ihren Inhalt jedes Mal unschwer zu erkennen.

Verfolgt man an mehreren sich weiter rückbildenden Eiern mit den wohlentwickelten drei Zelllagen der Oberfläche ganze Schnittserien, so erkennt man, dass die Blutgefäße allmählich mächtiger werden und dann in das gleichzeitig sich vergrößernde Dotterepithel hineinragen, sich oft in einen Zelleib einstülpen. Man findet auf der Fig. 25 eine Serie von acht Schnitten abgebildet (I—VIII). Auf Schnitt I liegen drei Gefäßschlingen dicht bei einander; sie hängen theilweise zusammen. Auf Schnitt II und den folgenden erkennt man zwei getrennte Gefäße *a* und *b*. Bei Schnitt IV sind beide Gefäße tief zwischen die Elemente des Dotterepithels, fast bis

zum Grunde derselben eingedrungen. Ein ähnliches Verhalten ist auf Schnitt *V* ausgesprochen; denn auch hier hängen beide Gefäße (*a* und *b*) noch mit der mittleren Schicht zusammen. Auf Schnitt *VI* sind beide Gefäßschlingen in oberflächliche und tiefe Theile gespalten. Dieser Zustand gilt für das Gefäß *a* auch an den Schnitten *VII* und *VIII*, während an denselben vom Gefäß *b* nichts mehr wahrnehmbar ist. Die tiefen Theile vom Gefäße *a* werden auf Schnitt *VII* und *VIII* kleiner und kleiner, um auf den folgenden Schnitten ganz verloren zu gehen. Sie erreichen also die Oberfläche nicht wieder, sondern sind als Gefäßsprossen aufzufassen, welche in oder zwischen die Epithelzellen hineinragen und hier blind endigen. Damit hängt die eigenthümliche Erscheinung zusammen, dass sich in der Umgebung der tiefen Gefäße vereinzelte oder mehrere bei einander liegende Zellen sich vorfinden, deren Übereinstimmung mit Blutkörperchen durch Größe und durch das Verhalten zum färbenden Reagens auffällt. Es handelt sich sowohl um rothe als auch um weiße Blutkörperchen, die sich vom Gefäße abtrennten und frei in oder zwischen Epithelzellen zu lagern kamen. Nach unten vom tiefen Theile des Gefäßes *b* erkennt man auf Schnitt *VI* vier derartige Zellgebilde frei in einer Epithelzelle liegen; zu einem derselben gehört ein deutlich erkennbarer Zelleib (links). In der Umgebung des tiefen Theiles des Gefäßes *a* finden sich rechts und links je ein Element, während die Gefäßschlinge selbst nur zwei Elemente in sich birgt. Weiter entfernt von durch den Schnitt getroffenen Gefäßen weist das Epithel noch Kerne auf, welche in Übereinstimmung mit denen von Blutkörperchen sich finden. Unter Gefäß *b* des Schnittes *b* liegt eine kleine Zelle mit kleinem ovalen Kerne und hellem Leibe; unter dem Gefäße *a* des Schnittes *II* erkennt man einen isolirt in einer Epithelzelle befindlichen Kern, welcher in Größe und Färbung durch das Reagens mit dem Kern eines Blutkörpers übereinstimmt. Auf Schnitt *III* finden sich unter Gefäß *a* in einer Zelle drei derartige stark tingirte Kerne, in der links benachbarten Epithelzelle ein Kerngebilde. Auf dem Schnitte *V* sind derartige als zu Blutkörperchen gehörige Kerne in den links vom Gefäße *a* befindlichen Epithelzellen erkennbar. Ein Gleiches trifft für Schnitt *VI* zu, an dem die eine Zelle, mit deutlichem Kerne und Leibe versehen, die Eigenschaften eines rothen Blutkörperchens trägt.

Mein Urtheil über jene kleinen Zellkörper, welche in allen wesentlichen Punkten von den großen Dotterepithelzellen sich unter-

scheiden, geht dahin, dass sie aus Blutgefäßschlingen, welche in das Dotterepithel sich einsenkten, herstammen, dass sie Blutzellen sind, welche nach dem Verlassen der Gefäßröhren durch weitere selbständige Lagerungsveränderungen das Epithel allmählich durchsetzen. Als Beleg für diese Meinung möge die gegebene Schilderung der Zustände dienen, welche uns an der Schnittserie (Fig. 25) entgegentreten und welche alle Entwicklungsphasen der Durchwachsung des Dotterepithels mit Blutzellen aufweisen.

Die Dotterepithelzellen leisten den sich ausbildenden Gefäßen der Eioberfläche keinen Widerstand; sie werden zur Seite gedrückt, so dass die Gefäße zwischen den Epithelzellen gefunden werden. Die Gefäßschlingen können aber auch in einen Zellleib hineinwachsen, so dass dann eine Zelle wie vascularisirt erscheint. Man nimmt dies auf der Fig. 34 wahr: sie stellt das Gefäß  $x$  des Eies  $B$  (Fig. 2 bei starker Vergrößerung dar. Die Gefäßschlinge erfüllt fast vollkommen den mächtig aufgetriebenen Leib der einen Zelle des Dotterepithels, welche in die Quere fast vierfach so groß ist wie ihre Nachbarn. Der Zellleib umgiebt die Peripherie der Gefäßschlinge. Gegen den Dotter zu findet sich der wandständige etwas abgeplattete Zellkern. An der Gefäßschlinge findet sich rechts unten gegen den Zellleib eine Endothelzelle.

Eine Anbahnung dieses Verhaltens erkennt man an einem Schnitte, der auf Fig. 21 abgebildet wurde. Rechts vom Blutgefäße liegt eine Zelle  $m$  mit großem Kern und kleinem Leibe. Der Kern zeigt eine feine Struktur; der Leib ist unregelmäßig und findet sich links von der Stelle, an der ein Blutkörperchen in den Leib einer Dotterepithelzelle hineinragt. Dieses Blutkörperchen gehört einem oberflächlichen Gefäße zu, erscheint aber von diesem abgesondert, nachdem es in die Epithelzelle sich eindrangte. Es lässt sich allerdings nicht aussagen, ob das Körperchen ( $m$ ) noch im Blutstrom sich befand oder aus demselben ausschied. Es ist aber möglich, dass dasselbe in die Epithelzelle eingekellt ist und den Weg der Auswanderung aus dem Gefäße antrat, wie diesen die Elemente an der Serie der Fig. 25 vollendet haben. Sicherlich ist durch das Körperchen die Stelle angegeben, an welcher eine Gefäßschlinge die Oberfläche der Epithelzelle nachgiebig fand. Dem Verhalten der Kernstruktur nach ist das Blutkörperchen ein weißes, wie der Vergleich mit der Fig. 22 zeigt, auf welcher ein rothes und ein weißes, aus einem Gefäße herstammendes Körperchen abgebildet wurde.

An vielen anderen Orten findet man nun in unmittelbarer Um-

gebung von Gefäßen Zellen, welche einen von den Dotterepithelzellen ganz verschiedenen Charakter tragen und als weiße aus den Gefäßen ausgetretene Blutkörperchen zu deuten sind. Eine solche Zelle findet sich auf Fig. 29 (*w.K*) im Anschluss an die rothen Blutzellen eines Gefäßes; sie ragt aber nach links zwischen Dotterepithel und die mittlere Zellenlage des Eies ein. Mit körnigem Plasma versehen ist der Zellleib aufgetrieben; in ihm finden sich vier rundliche Kerne mit großen Chromatinkörnern und heller Kernsubstanz. Die unmittelbare Nachbarschaft der Zelle zum Blutgefäß lässt an der Natur derselben als Blutzelle Zweifel nicht wohl aufkommen: die Einschiebung der Zelle zwischen Elemente des Dotterepithels spricht für die Annahme, dass die Blutzelle das Gefäß zu verlassen im Beginne steht. Die Ansammlung von vielen Kernen in der Zelle deutet auf Veränderungen hin, welche das freiwerdende Element betreffen. Auf den Fig. 22 und 23 findet man die mit *w.K* bezeichneten Zellen noch in der Nähe der Gefäße, aber es tritt hier bereits zwischen beiden eine Zwischenschicht auf, welche den vollendeten Austritt anzeigt. Auch hier ist der Zellleib aufgetrieben und zwischen Eiepithelzellen eingekeilt. Der Zellleib enthält körniges helles Material und in diesem mehrere Kerne, welche in Fig. 23 zu vier, in Fig. 22 zu fünf beisammen lagern. Alle Kerne zeigen größere Chromatinkörperchen: sie sind gleich groß in Fig. 23, von sehr verschiedener Größe in Fig. 22.

Lässt man einmal die Deutung der beschriebenen, mit *w.K* bezeichneten Zellen als Blutkörperchen zu, so wird man auch zustimmen, die entfernt von Gefäßschlingen zwischen den Dotterepithelien liegenden unregelmäßig gestalteten Zellen mit hellem Zellleibe und mit mehreren Kernen als Blutzellen aufzufassen, welche ihren ursprünglichen Platz veränderten. Die Übereinstimmung solcher Elemente mit den erst aufgeführten leuchtet an Elementen ein, welche wir auf Fig. 23 (*w.K<sup>a</sup>*) vorfinden. Ein etwas vergrößerter Zellleib mit fünf runden Kernen zeichnet hier die Zelle aus. Die auf den Fig. 30 und 31 dargestellten Zellen (*w.K<sup>(a)</sup>*) sind durch Lage und Bau mit den anderen zu identificiren.

Verändern aber Blutzellen so weit ihre Lage, so sind wir auch nicht überrascht, sie die Grenze des Dotterepithels überschreiten und in die Dottermasse eintreten zu sehen. So wenigstens sind die intravitellinen Zellen, welche durch Größe und inneren Bau mit den im Dotterepithel noch steckenden Blutkörperchen übereinstimmen, als aus letzteren hervorgegangen zu deuten. Auf der Fig. 16

erkennt man im Dotter zwei Zellarten, von denen die großen mit ansehnlichem Kerne als losgelöste Dotterepithelzellen, die kleineren mit hellem Leibe und einer Menge von Kernen aber als Blutkörperchen aufzufassen sind. Auf derselben Figur findet man letztere Zellen sogar an allen drei Stellen: 1) im Dotterepithel (Eipithel), 2) an der Grenze von diesem und dem Dotter, 3) im Dotter selbst.

Diese Darstellung involviret also die Vorstellung, dass der Dotter der sich rückbildenden Eier mit zwei Zellarten durchsetzt wird. Die eine der letzteren stammt aus dem Blute, die andere vom Dotterepithel, also vom Eifollikel selbst her. Diese beiden Zellarten lassen sich in ferneren Stadien ihrer Umbildung stets gut von einander unterscheiden.

Die Elemente der mittleren Zone der Eiperipherie, der mittleren Eihülle, mit hellem Leibe und mehreren Kernen, sind zum Theile sicher von den Zellen der mittleren Lage herleitbar (Fig. 9 [*I* und *II*], 10 [3], 12), zum Theile aber sind sie auf ausgetretene Blutzellen zurückführbar (Fig. 23). Die Herkunft anderer Zellen an der Eiperipherie vermag ich aus deren Natur nicht zu erkennen, da die Destruktionsvorgänge an den beiden Zellarten zu gleichen Zuständen hinzuführen scheinen. Derartige, betreffs der Herkunft zweifelhafte Elemente birgt z. B. die Fig. 18. Hier finden sich alle möglichen Formen neben einander. Eine helle runde Zelle mit großem runden Kerne lagert neben einer mit fünf kleinen Kernen. Unter der ersteren und der erkennbaren Pigmentscholle lagert, an das Dotterepithel anschließend, ein abgeplattetes Element mit fünf kleinen Kernen.

#### b. Vorgänge im Inneren der Eizelle.

Veränderungen der Blutzellen. Die normalen Zellen sind mit einem großen runden Kern versehen, der ein grobmaschiges Chromatinnetz besitzt. Die aus den Gefäßen ausgetretenen Blutkörperchen sind meist mit einer größeren Anzahl kleinerer Kerne erfüllt. Wir trafen deren bis zu fünf an. Die Kerne konnten gleich oder ungleich groß sein, dicht beisammen liegen oder von einander getrennt sein. Man trifft neben sphärischen Kernen langgestreckte an. Auf der Fig. 33 ist die obere der vier Zellkerne langgestreckt biskuitförmig. Die leichte Einschnürung deutet eine beginnende Theilung durch Abschnürung an. Eine beginnende Abschnürung von Theilen des ganzen Kernes sehen wir auf Fig. 25, wo die starken Chromatinfäden die Lappung bezeichnen. An der

Zelle (*w.K.*<sup>(a)</sup>) der Fig. 30 ist der Zerfall in drei Kerne durchgeführt, wenn schon die Kernprodukte noch dicht beisammen lagern. Die Zustände der Fig. 31, 22, 23 etc. schließen sich daran an. Die Kernprodukte in den Blutzellen können im Dotterepithel noch eine weitere Spaltung eingehen. Dies erfahren wir aus der Abbildung 32, welche uns zwei dicht bei einander im Dotterepithel eines Eies befindliche Blutzkörperchen vorführt, von denen das unten gelagerte mit einem Kerne, das oben gelagerte mit einer großen Anzahl von kleinen und kleinsten Chromatinkugeln erfüllt ist. Der helle Zellleib behält seine Einheitlichkeit, Form und Größe bei. Eine direkte Kerntheilung leitet uns also hier zu einem Stadium hin, in welchem wir das Wesen der normalen Zelle in hohem Grade alterirt sehen. Zu einer Vermehrung ausgewanderter Blutzkörperchen durch Zelltheilung kommt es dabei nicht, so weit wir es nachweisen können. Es wird nach den gegebenen Schilderungen und anderen vorliegenden Beobachtungen ein jeder Versuch scheitern müssen, die für Blutzkörperchen angesehenen Zellen etwa als die Bildner des »Dotterepithels« zu betrachten, wie dies früher geschehen ist (siehe unten).

Sind die Blutzkörperchen in die Dottermasse eingedrungen, so unterscheiden sie sich durch ihre Kleinheit und ihren Kernreichtum oft sehr deutlich von den in den Dotter eingedrungenen Epithelzellen (vgl. Fig. 16). In der Dottermasse machen die Blutzkörper, so fern sie ihren großen runden Kern besitzen, die geschilderte Kernspaltung durch. So finden sich also auch im Dotter alle möglichen Formzustände. Die Veränderungen schreiten hier aber noch weiter fort; sie scheinen mit einer vollständigen Auflösung des Kernes oft zu enden. Während dieses Vorganges nimmt der Zellkörper zuweilen Stoffe seiner Umgebung auf und wird dann z. B. mit Pigment- und Dotterplättchen erfüllt gefunden. Indem der Zellleib im Dotter anschwellend sich wieder zu runden vermag, erhält er nicht selten gerade durch den Besitz von vielen Kernprodukten, Dotterkörnchen und Pigment eine überaus große Ähnlichkeit mit den kleineren, im Dotter veränderten Abkömmlingen des Epithels. Es finden sich selbst Elemente vor, denen man schlechterdings die Epithel- oder Blutzkörpernatur nicht anzusehen vermag.

Noch nach einer anderen Richtung vollzieht sich die Umwandlung der Blutzkörper im Dotter. Oft findet man in letzterem freie Kerne, welche sphärisch gestaltet und von Dotterplättchen allseitig umgeben sind. Ihrer Größe und ihrem Chromatingehalt nach stimmen

sie mit den Kernen von weißen Blutzellen überein. Dadurch, dass man in der Umgebung solcher Kerngebilde zuweilen noch undeutliche Reste von Zellkontouren erkennt, die in der Größe mit denen von weißen Blutzellen übereinstimmen, wird die Deutung der freien Kerne im genannten Sinne befestigt. Achtet man aber keinen Befund zu gering, so schließt sich durch sie allmählich ein Kreis, welcher alle erwähnten Übergangsformen jener Reihe enthält. Neben freien großen sphärischen Kernen mit größeren Chromatinballen findet man auch solche als Kerne anzusprechende Elemente, aus welchen färbbare Substanzen verschwanden und dann oft nur noch eine blasse Kontourlinie erkennen lassen. Denkt man sich auch diese verschwunden, so müssen helle kugelige Bläschen überbleiben, denen man die Kernnatur ohne die Kenntnis der anderen Formen wohl schwerlich zusprechen würde.

Nach meiner Ansicht handelt es sich also um zwei Arten der Umwandlung von Blutzellen, welche aber beide zur Destruktion derselben hinführen. Die eine Art beruht darin, dass zuerst der Kern sich nach und nach vollständig zerklüftet und der Zelleib längere Zeit intakt bleibt, um erst später undeutlich zu werden und zu verschwinden. Die andere Art der Destruktion leitet sich durch Zugrundegehen des Zelleibes ein, woran eine Rückbildung des Kernes sich anschließt.

Die hier vorgetragene Anschauung möge durch direkte Beobachtungen bekräftigt werden. Ich stellte auf den Fig. 35—52 Befunde zusammen, welche ich zu einer Entwicklungsreihe rechne. Die Möglichkeit eines Irrthums hier oder da muss aber zugegeben werden, da auch von Seiten der Epithelzellen im Dotter ähnliche Bilder geliefert werden. Das beste Korrigens bleibt aber auch hier das durch Übung geschärfte Urtheil.

Der Zerfall des Kernes bei erhaltener Zellkontour ist auf den Fig. 35—43 und einigen folgenden zu sehen. Auf der Fig. 36 erkennt man eine Zelle aus der Dotterrinde mit stark eingeschnürtem Kerne; auf Fig. 35 ist eine Zelle der Dotterrinde mit zwei Kernen versehen. Auf der Fig. 37 sind Zellen in vielen Stadien des Kernzerfalles dargestellt. Rechts oben liegt ein Element mit halbmondförmigem und eingeschnürtem Kerne; daneben sind Zellen mit zwei, drei, vier, sechs und mit vielen Kernen zu erkennen. In dem einen Elemente mit vier Kernen ragen die Spitzen letzterer centralwärts noch gegen einander. Auf der Fig. 38 vollzieht sich an der rechts gelegenen Zelle die Einschnürung, die an

der linken drei Kernbildungen hervorgehen ließ. Stets sind die Chromatinballen gut erkennbar. Auf Fig. 39 ist eine Zelle aus dem Inneren des Dotters abgebildet. Ihr Kern ist in vier Theile zerfallen, welche aber noch an einer kleinen Stelle zusammenhängen. Die Fig. 40—42 führen ähnliche Zustände vor. Die links lagernde, aus der Dotterrinde stammende Zelle der Fig. 45 zeigt neben großen Kernen, von denen der eine stark eingekerbt ist, zwei kleine Kernchen. Die rechts lagernde, aus dem Inneren des Dotters herstammende Zelle der Fig. 44 enthält vier Kerne, welche reichliche Chromatinballen enthalten. Drei Kerne hängen durch lange zarte Chromatinfäden noch unter einander zusammen. Auf Fig. 43 ist eine Zelle der Dotterrinde abgebildet, an welcher der Kern in sehr viele Theile zerfiel, die sich zum Theile durch einen geringen Gehalt an chromatischer Materie auszeichnen. So sind denn einige Theilstücke abgeblasst und mit undeutlicher Kontour versehen. Der allmähliche Zerfall des Kernes in stets kleinere Theile ist das Zeichen einer Destruktion der ganzen Zelle. Mit dem Schwinden des Chromatingehaltes aus den Kernprodukten müssen diese nach und nach heller und daher auch undeutlicher werden. Schließlich werden Zellleiber mit hellem Inhalte übrig bleiben müssen, wie sie nicht selten an den verschiedensten Stellen des Dotters angetroffen werden. Auf der Fig. 11 z. B. erkennt man drei derartige dicht beisammen liegende helle, von einer deutlichen Kontour begrenzte Elemente (*m*).

Für die Rückbildung von Blutzellen im Dotter mit Vorangehen der Rückbildung des Zellleibes, welchem der Kern später folgt, findet man auf den Fig. 45—52 Belege. An der rechts lagernden Zelle der Fig. 45 ist der einheitliche große, sphärische Kern mit reichlichem Chromatin erfüllt, welches die ganze Oberfläche überzieht. Der Zellleib ist in seinen Kontouren nur schwach, und zwar durch seinen Pigmentgehalt hauptsächlich angedeutet. Dotterplättchen drangen in die Zelle ein und reichen in ihr bis zur Kernmembran. Auf der Fig. 46 blieb der Zellleib dadurch erkennbar, dass die von der Zelle aufgenommenen Dotterplättchen konfluirten und an der Zellperipherie sich schärfer von den extracellulären Dotterkörnern absetzten. Der Kern spaltete sich während der jenseits von ihm vor sich gehenden Veränderung in mehrere Theile, von denen drei auf dem Schnitte erkennbar sind. Auf der Fig. 47 ist an der rechts liegenden Zelle keine Spur einer Kontour mehr erkennbar. Der in zwei Theile gespaltene Kern ist von Dotterplättchen umgeben, von denen die nächstliegenden wohl einst in der Zelle selbst



sich befunden haben mögen. Auf der Fig. 48 sind drei im Dotter dicht neben einander gelagerte Zellen dargestellt, von denen Zelle 1 ihre Kontour bewahrte, an welche breite Dotterschollen dicht angrenzen. Im Inneren befinden sich drei chromatinhaltige Kerne, von denen der rechts gelagerte gelappt erscheint. An der Zelle 2 sind die Kontouren theilweise ganz verwischt, theilweise aber durch die an sie angrenzenden Dotterstraßen noch markirt. Der Zellkern ist in sehr viele, an Größe und Form verschiedene Theile zerfallen. Auf der Fig. 49 sind aus der Dotterrinde zwei Kerne abgebildet, von denen der eine sphärisch, der andere länglich gestaltet ist. Beide besitzen neben reichlicher heller Substanz auch Chromatinballen, welche im Inneren z. Th. netzförmig, z. Th. zu größeren und kleineren Kugeln angeordnet sind und eine dünne einheitliche periphere Zone bilden. Beide Kerne liegen frei und sind gleichmäßig von Dotterplättchen umgeben; sie verloren ihren Zellleib. Diese freien Kerne lassen sich von Zellen ableiten, wie wir sie auf Fig. 45 vorfanden. Die Fig. 50, 51 und 52 geben ebenfalls frei im Dotter gefundene Kerne wieder, von denen der Kern *b* der Fig. 50 sich durch reichen Chromatingehalt auszeichnet. Am Kerne der Fig. 51 ist das Chromatin auf die Peripherie beschränkt, um hier eine kontinuierliche Kontourlinie zu bilden, von welcher in das helle Innere vielfach kleine buckelförmige Einragungen ausgehen. Am Gebilde der Fig. 52 ist das Chromatin nur noch als hellrother Kernsaum erkennbar, welcher einen völlig hellen Kerninhalt einschließt.

Weitere Zustände von Veränderungen an freien Kernen habe ich bei *Siredon pisciformis* nicht wahrgenommen. Dass aber Kerne, wie die der Fig. 52, dem Untergange geweiht sind, ist wohl nicht zu bezweifeln. — Eine merkwürdige Form von freiem Kerne fand sich dicht neben einem runden freien Kerne. Die Fig. 50 giebt sie wieder (*a*). Formen, welche an diese sich anreihen ließen, habe ich nicht wahrgenommen.

Die hier beschriebenen Zellen theilen als ausgewanderte Blutzellen auch die Fähigkeit, in das Innere Substanzen ihrer Umgebung aufzunehmen. Diese bestehen in Dotterelementen und in Pigmentkörnchen, welche letzteren aus dem animalen Pole des reifenden Eies herkommen. Pigmentkörnchen sah ich in den Zellen, die nach meinem Urtheile aus dem Blute herkommen, immer nur in geringen Mengen, am reichlichsten wohl in der Zelle der Fig. 45 (rechts). Dotterplättchen hingegen dringen oft in sehr reichlichem Maße in

den Zelleib ein. Man findet sie in allen möglichen Quantitäten in den Zellen der hierauf bezüglichen Figuren. Auf Fig. 42 enthält das *w.K.* bezeichnete Element etwa sieben kleine blau gefärbte Dotterkugeln. Wenige finden sich auch im links gelagerten Elemente der Fig. 47 und 45. Reichliche Ansammlungen zeigt die mittlere Zelle der Fig. 41 und die rechte der Fig. 45, wo die Dotterplättchen den Kern fast vollständig umschließen. Mit dem Zugrundegehen des Zelleibes werden Dotterelemente allmählich bis an die Oberfläche der Kerne auch von ursprünglich nicht mit ihnen erfüllten Zellen vordringen müssen. Die Fig. 48 zeigt in ganz frappanter Weise, wie am Elemente 3 die Dottersubstanz sich des hellen Raumes bemächtigt, der früher Zelleib war. Von Interesse ist die Umwandlung der Dotterplättchen, welche in die Zellen eindringen. Anfangs in kleinen Körnchen oder Plättchen aufgenommen (Fig. 42, 45, 47), sehen wir diese allmählich zu größeren Schollen (Fig. 41, 44) zusammenfließen. Indem solche wiederum sich vereinigen, bilden sie große unregelmäßige Körper, an denen die ursprünglichen Formen vollkommen verwischt sein können. Sie behalten aber die Fähigkeit bei, sich mit Bleu de Lion zu färben. Solche konfluirten Dotterschollen weisen die Zellen der Fig. 46 und 48 (Zelle 1 und 3) auf. Das Zusammenfließen von Dotterkugeln, wofür alle Schnitte Belege abgeben, konnte nur durch ein Erweichtwerden der früher scharf abgesetzten festeren Plättchen zu Stande kommen. Das Erweichen aber müssen wir dem Einfluss des Protoplasma der Blutzellen zuschreiben.

Darin äußert sich denn auch eine bedeutungsvolle Seite der in den Dotter eindringenden Blutkörper. Sie füllen sich, bevor sie selbst dem Untergange geweiht sind, mit Dottermaterial, erweichen denselben und bereiten ihn dadurch in dem sich rückbildenden Eie für die Resorption vor.

Die Erscheinung, dass die weißen Blutzellen nur selten mit Pigmentstoffen erfüllt sind, ist oft ein recht zutreffendes Unterscheidungsmerkmal von den in den Dotter eingedrungenen Epithelzellen, die wir mit Pigment oft vollgepfropft finden. Die Thatsache selbst erklärt sich wohl daraus, dass die Epithelzellen, bevor Blutkörper ihre Heimat verlassen und in die Eizelle eindringen konnten, des Eipigmentes sich bemächtigten. Dottermassen hingegen fanden alle in das Innere des reifen Eies eintretenden Zellen in Fülle vor. Daher die Möglichkeit der Aufnahme derselben von Zellen ganz verschiedener Herkunft.

Alle Processe, welche wir an den ausgetretenen Blutkörperchen sich abspielen sahen, treten in großem Maßstabe an den Zellen hervor, welche wir vom Eiepithel herleiten.

#### Veränderungen der Zellen des Eiepithels im Inneren des Dotters.

Die mannigfaltigen Veränderungen an den vom Epithel her stammenden Zellen sind auf den Fig. 53—80 bildlich dargestellt. Aus ihnen ist auch unschwer die Kontinuität der Prozesse zu erkennen, welche die folgende Darstellung ausführt.

##### a) Aufnahme von Pigment.

Mit der Zunahme der Zellen des Eiepithels an Größe und an Zahl bemächtigen sich die am animalen Eipole gelegenen Elemente alles hier befindlichen Pigmentes. Das Ei ist dann an einem Pole von einem dunklen, am anderen von einem hellen gewucherten Epithel umgeben (Fig. 1). Es geht auf diese Weise die Hauptmasse des in Körnchenform vorhandenen Pigmentes aus dem Eiinneren in das Eiepithel über. Die Pigmentkörnchen findet man in den kleineren Epithelzellen noch verhältnismäßig gleichmäßig durch den ganzen Inhalt zerstreut, wie die Fig. 10 (1—4) es zeigt. Mit der Zunahme des Volumens der Epithelzellen ordnet sich das Pigment zu netzförmigen Strängen um, in deren Maschen helles, gleichartiges Zellmaterial sich vorfindet. Man vergleiche die Fig. 10 (6 und 7), 11, 21, 34. Diese Anordnung ist eine Folgeerscheinung der Veränderungen des Zellleibes, dessen Protoplasma durch Ansammlung von hellen Bläschen zwischen sich netzförmig sich gestaltet. Das lehren die pigmentfreien Stellen von Elementen oder die pigmentfreien ganzen Zellen (vgl. Fig. 12, 14, 19). Die Anordnung des Pigmentes bleibt vom Protoplasma abhängig. Die ursprüngliche gleichmäßige Vertheilung des Pigmentes macht häufig einer Ansammlung von Körnchen zu dichten Haufen Platz; dann entstehen Pigmentschollen, welche schon in der Netzform des Pigmentes an vielen Stellen sich bemerkbar machten (Fig. 11).

Mit dem Abspalten der Zellen vom Eiepithel gelangt das durch sie aufgenommene Pigment wieder in das Innere des Eies hinein und wird, an die Zellen geknüpft, in allen Schichten des Dotters vorgefunden. In diesen intravitellinen Zellen findet man das Pigment wieder in allen Zuständen der Anordnung vor, selten gleichmäßig vertheilt (Fig. 54, 55, 57), meist netzförmig angehäuft, wobei

die Maschen von hellen Bläschen erfüllt sind (Fig. 53, 59, 60, 62, 63, 64 etc.); oft ist das Pigment zu schwarzen Schollen zusammengeballt (Fig. 59, 73 und 44 links). Kann man durch den Besitz der Zellen von Pigment auf deren Herkunft zurückschließen, so kann man in gleicher Weise folgern, dass da, wo im Inneren des Dotters Pigmenthaufen angetroffen werden, sich abgelöste Epithelzellen einst vorfanden. Gingen daher auch die Zellen selbst spurlos zu Grunde, so deutet doch oft noch das Pigment auf sie hin. Auf der Fig. 75 (rechts) finden sich solche Stätten von Pigment frei im Dotter, hier allerdings noch in einer helleren Zone, die einem früheren Zellterritorium entspricht. Das Pigment erweist sich als ein widerstandsfähiger Körper; es überdauert die Elemente, welche es ins Innere aufnahmen; es überdauert die Zeit der Rückbildung des Eies. Es kann mit ganz verschiedenen Generationen von Zellen immer wieder in Beziehung kommen und von diesen vielleicht wieder aufgenommen werden, nachdem es eine Zeit lang frei gewesen war. Je kleiner dabei das sich rückbildende Ei wird, um so näher rücken die Pigmentkörner zusammen und bilden dichte schwarze Schollen. Als solche finden sie sich zeitenweise wieder an Zellen ganz kleiner rückgebildeter Eier gebunden, oder sie liegen in diesen frei. Das Vorhandensein von Pigmentschollen konnten wir ja als letzte Residuen degenerirter Eier aufführen. Auf der Fig. 81 ist ein rückgebildetes Ei von der Größe des Eies *H* (Eig. 1) bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Große schwarze Pigmentschollen erfüllen hier ganz die vergrößerten Zellen, in denen zuweilen der Kern erkennbar blieb. Andere Zellen enthalten geringere Mengen Pigmentes, einige gerade noch Spuren, oder aber gar keine erkennbaren Mengen mehr (Fig. 81 *a—c*). Auch auf der Fig. 5 sind einzelne derartige pigmenterfüllte Zellen aus dem Ei *E* dargestellt. Dieser Befund ist doch nur so zu deuten, dass neue Zellen im Eie sich allmählich wieder des mit dem Zellenuntergange frei gewordenen Pigmentes bemächtigen, da wir wohl eine Aufnahme von Pigmentkörnchen ins Innere der Zellen, aber nie eine Abgabe aus der Zelle wahrnehmen können. Ob sich nun der ganze Pigmentstoff des gereiften normalen Eies in einem solchen reducirten Ei der Fig. 81 noch aufgespeichert findet, ist unmöglich zu entscheiden. Späterhin findet, wie ich glaube, eine Verminderung des Pigmentes statt. Es wäre von Interesse, nachzuweisen, wo das am früheren Platze nicht mehr vorhandene Pigment geblieben ist. Trotz eifriger Nachforschungen konnte ich den Modus des Eliminirens von Pigment aus

dem Eie nicht erkennen. Dass der Bestand an Pigment später eine starke Abnahme erfährt, stimmt mit der Thatsache überein, dass, je mehr die Eier degenerirt sind, desto weniger Pigmentballen an deren Stellen sich vorfinden. Wir durften ja Eingangs dieser Abhandlung alle Stellen mit ganz geringen Pigmentanhäufungen als Stätten von einstmals normalen Eiern betrachten. Die Pigmentmassen reduciren sich aber schließlich bis auf kleine Schollen, welche in der Peripherie eines anderen bereits der Rückbildung verfallenen Eies (Fig. 18, 26) sich erhalten können. Dem Einwurfe, dass in den kleineren und kleinsten Pigmentmassen nicht völlig ausgereifte und doch der Rückbildung anheimgefallene Eier ihre frühere Stätte verrathen, dass diese unreifen Eizellen die nachweisbare Menge Pigmentes überhaupt nur producirt, ist indessen schwer zu begegnen, da uns vor der Hand alle sicheren Anhaltspunkte fehlen. Der Einwurf mag um so berechtigter erscheinen, als tatsächlich auch bei Amphibien Eier sich rückbilden, welche den Reifezustand nicht erreichten. Ein Gleiches ist auch für die Säugethiereier nachgewiesen (PFLÜGER). Vor der Hand halte ich, falls wirklich das Pigment sich vermindert, weder die Annahme für begründet, dass es Wanderzellen forttragen, noch dass es einfach in die Blutgefäße übergeht. Das Pigment ist als das Produkt der reifenden Eizelle anzusehen; es kann nicht angenommen werden, dass es als fertiges Material derselben zugetragen wird. Sollte es nicht dem lebendigen Inhalte der Zellen des Eiepithels gestattet sein, das Produkt einer Zelle wieder zu zerlegen? Was wir hier von dem so äußerst widerstandsfähigen Pigmente nicht nachweisen können, erfahren wir an einem anderen wohlgeformten Stoffe des reifenden Eies, an den Dotterplättchen.

β) Aufnahme von Dotterplättchen und Zerlegen derselben durch intravitelline Zellen des Eiepithels.

Bereits in den ersten Stadien des an das Absterben des Eies geknüpften Anschwellens der Eiepithelzellen sehen wir Dotterplättchen ins Innere der letzteren übergehen. Diese Dotterplättchen sind von verschiedenster Größe und Form. Meist erscheinen sie rund oder eiförmig, während sie die Gestalt von Platten nicht aufweisen (vgl. O. SCHULTZE). Sie liegen unregelmäßig neben einander, an der dem Eie zugekehrten Zone der Epithelzellen (Fig. 10 [1, 3, 4, 5]). Die Zunahme der Dotterplättchen an Zahl hält in den Epithelzellen

gleichen Schritt mit derjenigen des Volumen der letzteren. Die Lage der Dotterplättchen beschränkt sich anfänglich auf die dem Dotter zugekehrte Zone der Epithelzellen, wie dies unter anderen die Fig. 10 (6 und 7) und 11 vorführen. Ein völliges Durchsetzen der Zellen mit Dotterplättchen bis an die äußere Peripherie ist als ein späterer Zustand zu deuten, der indessen nicht als regelmäßiger später Befund aufzufassen ist.

Der dottergefüllte Zustand der Epithelzellen setzt voraus, dass die vom reifenden Eie für sich geschaffenen, für feste Stoffe unzulässigen Schutzapparate, die uns in der Dotterhaut z. B. entgegen treten, eine Veränderung, eine Rückbildung erlitten, dass die Membranen der Epithelzellen nicht allein für flüssige Stoffe, durch deren Aufnahme ihr Wachsen gefördert sein mochte, sondern auch für grob geformte Bestandtheile durchgängig wurde. Vermögen wir aber Dotterplättchen aus dem Eie in die Epithelzellen übergehen zu sehen, so dürfen wir mit noch höherem Rechte annehmen, dass schon früher nicht geformte Theile des Eies in die Eizellen übertraten und mit zur Volumszunahme, zum raschen Wachsen dieser beitrugen. Diese Annahme ist in gewisser Weise begründbar, in so fern das ganze Ovulum durch seine Hüllen unter einem gewissen äußeren Drucke sich befindet, in so fern das Wachsen der Epithelzellen auf Kosten der Eizelle erfolgen muss, sollte nicht das Ganze eine Volumszunahme erfahren. So dürfte denn das Wachsen der Epithelzellen nicht allein den überhandnehmenden Blutgefäßen, sondern auch auf die Einbuße des abgestorbenen Eies an flüssigen Substanzen zuzuschreiben sein.

Die weiter sich vergrößernden Epithelzellen sehen wir mit kolbenartigen, plumpen Fortsätzen in den einschrumpfenden Dotter sich einschieben (Fig. 10 6 und 7). Da, wo die Epithelzellen sich vermehren und mehrschichtig werden, erscheinen die tieferen Elemente, auch wenn sie noch im Verbande mit den oberflächlicheren sich befinden, mehr oder wenig gleichmäßig mit Dotterplättchen durchsetzt (Fig. 11 und 15). Erfolgte die Ablösung tieferer Zellen aus dem Epithelverbande, so durchdringen sie mit Dotter und auch mit Pigment gefüllt allmählich das ganze Ei.

Die verschieden großen Dotterplättchen erscheinen in den Epithelzellen der Form nach Anfangs unverändert; sie bleiben meist scharf kontourirt. Man vergleiche z. B. die Fig. 10, 11, 53, 60, 62. Dieser Zustand macht jenem Platz, welchen wir auch innerhalb der Blutzellen wahrnahmen. Die Kontouren der Dotterplättchen werden

unregelmäßig, zackig und oft undeutlich. Die eckige Form kann dadurch zu Stande gekommen sein, dass die Plättchen durch eine chemische Umänderung weniger konstant sich verhalten. Diese Veränderung kann bereits in den oberflächlichen Epithelzellen erfolgt sein. So ist die eine Zelle der Fig. 10 (7) mit gegen einander abgeplatteten Plättchen erfüllt. In den tieferen Epithelzellen und namentlich in den freien Dotterzellen nimmt man allmähliches Konfluieren von erweichenden, in Bleu de Lion aber noch prägnant sich färbenden Dotterelementen wahr. Die Fig. 56, 61, 65, 66 bieten hierfür Belege. Die Konfluenz endigt damit, dass über große Strecken eine allmählich immer weniger intensiv sich färbende Masse auftritt, welche auf Fig. 80 in der Epithelgrenze liegt; während diese Umbildung auf den Fig. 74 und 75 in Zellen des Eiinneren vor sich ging, welche letzteren selbst in der Auflösung begriffen sind. Rechts an der Fig. 75 nimmt man alle Stadien einer Dotterauflösung wahr, die mit einer Verflüssigung zu endigen scheint. Dieser die Dotterelemente beherrschende Process ist stets an Zellen geknüpft, an Blutzellen, wie wir früher sahen, oder an Zellen des Eiepithels. Wo der Dotterlösungsprocess sich vorfindet, ohne dass intakte Zellen nachweisbar sind, finden wir die Zellen selbst im Zustande der Destruktion oft vor. So kann das scheinbare Fehlen von den die Dotterplättchen lösenden Zellen trügerisch sein; es muss vor vor-eiligen anderen Schlussfolgerungen warnen. Als sichere Reste der zu Grunde gehenden Zellen mit erweichtem Dottermateriale finden wir auf der Fig. 75 die Pigmentmassen, welche hier noch auf dem Felde erscheinen, an welches sie an Zellen geknüpft in den Dotter gelangten. Die Zellen aber lösten sich auf, nachdem sie thätig waren bei der Bewältigung der für den Organismus fremd gewordenen festen Eisubstanzen.

Nicht selten findet man nach der Konfluenz von erweichten Dottermassen kleinere Dotterplättchen in diese erweichten Herde aufgenommen. Dies giebt sich aus der verschiedenen Färbung zu erkennen. Auf der Fig. 78 und 79 habe ich zwei Zellen mit solchen Dotterballen abgebildet, welche im Inneren reichliche Mengen von Dotterplättchen mit einer größeren Affinität zum blauen Farbstoffe besitzen.

Sind die Dotterplättchen verflüssigt, so steht ihrer Resorption jedenfalls nichts mehr im Wege. Dass hierbei die Blutgefäße der Umgebung des Eies eine Rolle spielen, ist nicht von der Hand zu weisen.

Die Auflösung und die Resorption des Dottermaterialies geschieht stetig, aber langsam; denn wir vermögen Reste vom Dottermaterialie noch in ganz winzigen rückgebildeten Eiern nachzuweisen (Fig. 1 [Ei F], 3 und 4). Da nachweisbar schon in den ersten Phasen der Rückbildung der Eier die den Dotter zerlegenden Elemente bald selbst zu Grunde gehen, so wird der Vermuthung Raum gegeben, dass viele Zellgenerationen behufs vollständiger Auflösung des passiven Materialies ins Feld geschickt werden und untergehen. Das weist auf einen regen Lebensprocess hin, der mit dem Absterben vieler Theile im Organismus aufs engste verknüpft ist. Analoge, das Zugrundegehen reichlicher Bestandtheile des Körpers bedingende Bildungsvorgänge sind uns unter Anderen von Drüsen, vom Knochengewebe etc. bekannt.

Die hier so äußerst günstig zu Tage tretenden Erscheinungen vermögen wohl auch Streiflichter zu werfen auf die Art des Zerlegens von Dotterelementen bei der normalen Entwicklung, auf die Bedeutung der Zellen des Entoderms beim Aufnehmen und bei der Verflüssigung der präformirten festen Nahrungsbestandtheile der sich entwickelnden Eier mit partieller Furchung. Nach dieser Richtung scheinen mir die Untersuchungen von HANS VIRCHOW<sup>1</sup>, KOLLMANN<sup>2</sup> und Anderen von größter Bedeutung zu sein. Zugleich können unsere Beobachtungen als Zeugnis gegen alle die aufgetauchten Meinungen gelten, welche den Elementen des Dotters eine höhere formative Bedeutung zuschreiben, da solche nicht zu Tage tritt.

## 7. Gestalt der Zellenveränderungen am Kerne der intravitellinen Epithelzellen.

So lange die Elemente im Epithelverbande angetroffen werden, sind sie unregelmäßig gestaltet, Anfangs abgeplattet (Fig. 10), während sie später an Höhe zunehmen, um schließlich langgestreckt neben einander zu lagern (Fig. 11). Oft zeichnen sie sich aber, reichliche helle, wohl flüssige Substanzen ins Innere aufnehmend, durch Anschwellungen des Leibes aus, wodurch eine große Un-

<sup>1</sup> H. VIRCHOW, Beobachtungen am Hühnerei über das dritte Keimblatt im Bereiche des Dottersackes. VIRCHOW's Archiv. Bd. LXII. 1874.

<sup>2</sup> J. KOLLMANN, a) Intracelluläre Verdauung in der Keimhaut von Wirbelthieren. *Receuil zoologique suisse*. I. pag. 259—289. 1 Taf. b) Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. *Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*. Jahrgang 1884. pag. 341—435. Taf. XVI—XVIII.



regelmäßigkeit im Verbande unter einander hervorgehen muss (Fig. 14). Die periphere Oberfläche der Zellen bleibt plan (man vergleiche z. B. Fig. 10 (4 und 5), 13, 16, 25 etc.); gegen den Dotter springen die Zellen indessen mit kolbigen Vorsprüngen vor. Die Zellen runden sich hier, einem todten Körper gegenüber, ab. Am Epithel mit zwei Zelllagen tritt die Tendenz der Abrundung gegen den Eidotter schärfer hervor (Fig. 11, 15 etc.). Abgelöste und ins Innere eingedrungene Elemente nehmen die Kugelform an. Belege hierfür geben die Fig. 53—78. Die Zellen sind Anfangs von einer deutlichen, zarten Membran umgeben, welche auch die sphärischen intravitellinen Elemente meist deutlich gegen die Dottersubstanzen abgrenzt. Je weiter die Zellen vom Mutterboden sich entfernen, um so undeutlicher wird die Zellmembran. Man vergleiche die Fig. 56, 55, 59, 62, 63 und andere. Das Zarterwerden der Zellmembran muss einerseits einen freieren Austausch des Zellinneren mit der Umgebung gestatten, andererseits hängt es aber mit einem Absterben der Zelle selbst zusammen, was sich durch die Veränderungen am Kern und dann durch den Verlust der Zelle an einer scharfen Kontourlinie gegen die Umgebung äußert. Beide Erscheinungen bedingen sich gegenseitig, sie hängen zusammen, werden aber für sich geschildert werden müssen. Auf Fig. 60 ist die Zellkontour nach unten hin verwischt; die Dotterplättchen scheinen hier in den Zellleib einzudringen. Die Zelle der Fig. 64 zeigt nirgends mehr eine scharfe, aber dennoch eine erkennbare Abgrenzung; an vielen Stellen drangen Dotterplättchen ins Zellinnere ein. Auf der Fig. 74 ist thatsächlich jede Spur einer Zellmembran verschwunden; aber die helle Stelle im Dotter lässt noch auf den Umfang der Zelle schließen. An der Fig. 75 rechts ist die Zellgrenze vollkommen aufgehoben; Dotterplättchen drangen verschieden weit in das helle Feld ein, das einer Zelle entsprach. Hier ist eine Zelle im Eiinneren aufgelöst, zu Grunde gegangen, und wären nicht Pigmentstoffe im Zellterritorium noch erhalten, so wäre es schwer, an die frühere Anwesenheit einer Zelle zu denken, da auch vom Kerne jegliche Spuren verschwanden. Es wäre nutzlos, auch solchen, sicher bestehenden Plätzen im Eie nachzuforschen, an welchen noch weitere Verwischungen der intravitellinen Epithelzellen vorliegen.

Das Zugrundegehen der Epithelzellen im Dotter wird oft durch Veränderungen am Kerne eingeleitet. Dieselben endigen mit dem völligen Einschmelzen aller erkennbaren Kernstoffe. Eine gegenseitig abhängige Zeitfolge des Verschwindens der Kernbestandtheile

und desjenigen der Zellkontouren scheint nicht zu bestehen; denn wir sehen, dass auf den Fig. 65 (2) und 73 die Zellgrenzen wohl noch, aber Kerntheile nicht mehr vorhanden sind. (Das Gleiche gilt für die ganze Schnittserie durch die Zelle.) Andererseits sehen wir auf der Fig. 66 und 72 Kerne im veränderten Zustande, welche einem abgrenzbaren Zelleib nicht mehr zugehören.

Veränderungen der Kerne beruhen in einer Kernauflösung, einer Karyolyse, wie sie FLEMMING<sup>1</sup> an den Granulosazellen des GRAAF'schen Follikels des Kaninchens in vortrefflicher Weise beschrieb. Der Process ist ein normaler. Dass er mit Veränderungen am Kerne von Zellen unter abnormen, krankhaften Bedingungen übereinstimmt, ist ein Beweis für das Ineinandergreifen von normalen und pathologischen Vorgängen. Die Karyolyse wird wahrscheinlich in dem Momente eingeleitet, in welchem der Kern der Zelle abgestorben ist. Dann können aber die Rückbildungen nicht mehr vom Kerne selbst ausgehen, sondern sie müssen durch die Umgebung bedingt sein. Das verhält sich eben so mit der ganzen degenerirenden Eizelle. Der Kern wird zu einer passiven Materie, und als solche mag er einer gewissen Regellosigkeit der Umbildung verfallen können. So erkläre ich mir die Mannigfaltigkeit der hierauf beziehbaren Bilder, wie sie auf den Fig. 53—75 wiedergegeben wurden. Es wird vielleicht später einmal möglich sein, verschiedene Formen der Karyolyse zu unterscheiden. Die am Siredoneie gefundenen Zustände vermag ich in zwei Gruppen einzureihen. Die Gruppierung soll jedoch keinen Anspruch auf eine Allgemeingültigkeit erheben; sie wurde hier vornehmlich aus Rücksicht einer bequemerem Darstellung gewählt (vgl. ARNOLD).

Der normale lebendige Kern ist sphärisch oder oval (Fig. 19, 21, 22 etc.) und findet sich in dieser Gestalt in den Zellen des Epithelverbandes vor. Er besitzt eine zarte, aber deutliche Membran, ein feines Kernnetz und eine sehr variable Menge von Kernkörperchen. Alle färbbaren Bestandtheile sind zart oder scharf tingirt. Bei der einen Art von Karyolyse kann die Gestalt des Kernes ohne große Veränderungen längere Zeit beibehalten werden. So erscheint uns der Kern in der Dottersubstanz auf der Fig. 72 und in ähnlicher Weise der auf Fig. 58. Das Kerninnere erscheint

<sup>1</sup> W. FLEMMING, Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergange GRAAF'scher Follikel. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. 1885. pag. 221—244. Taf. X und XI.

- wesentlich verändert, in so fern es eine reiche Menge von sehr stark gefärbten gröberen Netzen und rundlichen Körperchen erkennen lässt. in so fern die Kernmembran nicht mehr zart, sondern an vielen Stellen verdickt ist und mit den intensiv gefärbten Kugeln und Netzen zusammenhängt. Daran lässt sich eine auf Fig. 68 dargestellte Form anreihen; es findet sich hier im Kerne eine Gruppe von intensiv gefärbten größeren und kleineren Körpern, deren peripher gelagerten eine ovale Grenzkontour erkennen lassen, die an einer Stelle (oben) nur noch als zarte Linie besteht. Es scheinen sich hier alle färbbaren, vielleicht auch vermehrten Kernstoffe zusammengeballt und mit der Kernmembran innigst sich verbunden zu haben. Die helle Kernsubstanz entbehrt an den Stellen der zarten Kernmembran wohl des strengen Abschlusses gegen den eigentlichen Zellleib. Aus diesem Zustande mag der auf den Fig. 55, 67, 75 und 74 hervorgegangen sein. Zum Hervorbringen dieser Befunde müssen wir uns die früher bei einander liegenden Chromatinkörperchen aus einander gewichen vorstellen, damit dieselben sich darauf in der ganzen Zelle ungeordnet haben verbreiten können. So finden sich große Klumpen (Fig. 67) neben den kleinsten Chromatinkörnchen vor, welche letzteren nun, ohne fernerer engeren Zusammenhang mit etwas organisch Einheitlichem, einschmelzen und dann Befunde schaffen, in denen die Zelle keinerlei nachweisbare Kernbestandtheile mehr aufweist (Fig. 65 [2] und Fig. 75 [rechts]).

Eine andere Form der Karyolyse scheint durch Formveränderungen des Kernes eingeleitet zu werden; sie ist aber mit ähnlichen inneren Destruktionen der geschilderten Art gepaart und ist von einer Verlagerung der Kerntheile in der Zelle begleitet. Auf der Fig. 56 ist ein abgeplattet ovaler und mit Fortsatzbildung versehener Kern, welcher der Zellmembran anliegt, zu sehen. Sein Inneres besteht aus peripheren dicken Chromatinstreifen, die einen hellen Inhalt mit kleineren Chromatinkörpern umschließen.

Auf der Fig. 59 zeigt der Kern eine halbmondförmige Gestalt: er ist erfüllt von einem noch zusammenhängenden, peripher gelegenen Chromatingerüst, in welchem hellere und intensiv gefärbte Stellen wahrnehmbar sind. Eine ähnliche Gestalt hat der Kern der Fig. 63: sein Inneres zeichnet sich durch ein feineres Chromatingerüst aus, dessen periphere Anschwellungen mit der Membran verschmolzen sind. Auf Fig. 64 ist der Kern getheilt, von ähnlichem Gefüge. Einige Chromatinkugeln sind bereits in den Zellleib übergetreten. Auf anderen Figuren treten Verästelungen der Kerne in sehr ver-

schiedenem Grade auf. Einleitungen hierzu lassen die Fig. 61, 19 und 66 erkennen. Die merkwürdigsten Kernverästelungen nimmt man an den Fig. 60 und 62, auch 66 (rechts) wahr. Immer besitzen diese Kerngestalten intensiv gefärbte Chromatinballen und heller rosa tingirte Massen. An den Verzweigungen des Kernes erfolgte hier und dort eine Diskontinuität (Fig. 60), wodurch ähnlich wie bei der anderen Art der Karyolyse Chromatinkörnchen durch den Zelleib zersprengt wurden. Auch hier wird allmählich durch weitere Abspaltungen das Schicksal des Kernes in einem völligen Einschmelzen aller seiner Bestandtheile im Zelleib zu suchen sein, welch letzterer aber auch seinerseits, wie wir sahen, seine Selbständigkeit aufzugeben pflegt. Aus der Abbildung von zwei Zellkernen auf der Fig. 19 entnehmen wir, dass die Karyolyse bereits an Zellen im Epithelverbande vor sich zu gehen vermag.

Fassen wir alle Instanzen zusammen, welche die Veränderungen der Zellen im Inneren des sich rückbildenden Eies ausmachen, so können wir die daraus sich aufbauende Vorstellung kurz dahin formuliren, dass die Zellen zunächst mit der Aufnahme von vorhandenen Dotterplättchen, darauf mit dem Erweichen derselben in ihrem Zellinneren betraut sind; dass sie nach dieser Leistung selbst zu Grunde gehen und aufgelöst werden, um im resorptionsfähigen Zustande gemeinsam mit dem erweichten Dottermateriale höchst wahrscheinlich aus dem Eie entfernt zu werden.

Verliefe hier die Zellauflösung nicht so deutlich, und wären nicht die Vorgänge am Kerne nur in der angegebenen Weise zu verstehen, so könnte man wohl auf den Gedanken kommen, das Endstadium, das Stadium der Vertheilung von feinen Chromatinkörnchen, als den Beginn eines progressiven Processes aufzufassen und denselben fälschlich aufwärts bis zum normalen Kernverhalten zu verfolgen. Daraus dürfte sich dann die Lehre der freien Kernbildung eine neue Stütze hernehmen, die ihr aber von dieser Seite her thatsächlich nicht zukommt.

Die Zellen, welche in das Ei eindringen, verfallen in den frühen Stadien der Eirückbildung einem Degenerationsprocesse. Dieser spielt sich an den Kernen und an dem Zelleibe ab. Es degeneriren im Eidotter zwei Arten von Zellen; sie stammen entweder aus dem Blute oder vom Follikelepithel her. Der Degenerationsprocess von Zellen ist bekannt; auch verschiedene Sorten der Degeneration am Kerne sind bekannt geworden. Es geht aus den exakten

Untersuchungen J. ARNOLD's<sup>1</sup> hervor, dass der Modus der Kernrückbildung an Wanderzellen vom Frosche ein gleicher ist wie an den in das Ovarium von Amphibien eingedrungenen weißen Blutzellen. Auch ARNOLD beobachtete, dass die Kerne degenerirender Wanderzellen, indem in ihnen die Körnchen und Fäden verschwinden, allmählich erblasen, ihre Membran verlieren und dann verschwinden wie bei der anämischen Nekrose; während an anderen Wanderzellen die dunkleren Kerne sich mit rundlichen und eckigen Körperchen füllen, welche auch der Kernmembran aufliegen und durch Bälkchen vereinigt sein können. Es kann nun ein Zerfall dieser Körperchen in viele Kugeln eintreten oder aber eine allmähliche Verkleinerung und Abblassung der Körperchen sich einstellen. Beide Formen, wie sie ARNOLD beschreibt, stimmen im Wesentlichen mit den hier geschilderten Kerndestruktionen der Blutzellen überein. Die Kerndegeneration an den Follikel-epithelzellen im Eie scheint sich hingegen mit der an den Wanderzellen erkannten nicht vollständig zu decken, da hier die Theilprodukte der Kerne durch den Zelleib zerstreut und in ihm dann aufgelöst werden. Ganz übereinstimmend mit dieser Weise der Auflösung der Kerne finde ich die Beschreibung FLEMMING's<sup>2</sup> vom karyolytischen Prozesse an den Zellen der Membrana granulosa von GRAAF'schen Follikeln des Kaninchens. Aber dennoch wird man diese Art des Kernzerfalles als eine nucleäre Degeneration bezeichnen müssen, als welche ARNOLD den einen Vorgang bei den Wanderzellen betrachtet.

Die bisher geschilderten feineren Vorgänge spielen sich in vollster Lebendigkeit ab, so lange die Eizelle in frühen Stadien der Rückbildung sich befindet. Nach und nach lässt der ganze complicirte Process, welcher die Resorptionsfähigkeit der festen inneren Bestandtheile des Eies einleitete, an Energie nach. Dabei organisirt sich jedoch meistens das Ei gleichzeitig derartig, dass es von Blutgefäßen und mannigfachen Zellformen vollkommen durchwachsen wird und dann einen wohlgeordneten Körper darstellt. Die Anordnung des Inhaltes ist bei Siredoneiern verschieden. Die Verschiedenheit scheint von dem Reifegrade abzuhängen, in welchem das Ei der Rückbildung entgegenging. Enthielt das Ei wenig festes Dottermaterial, so nehmen die eindringenden Zellen gemeinsam mit Blutgefäßen oft den ganzen Inhalt ein. Blieben hingegen von dem reichlich vorhanden gewesenem festen Dottermaterial größere zusammengefloßene Massen erweichter Substanz zurück, so sieht man,

<sup>1</sup> JULIUS ARNOLD, Über Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXX. Heft 2. Taf. XII—XVI.

<sup>2</sup> FLEMMING, Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang GRAAF'scher Follikel. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1885. pag. 221—244. Taf. X und XI.

wie z. B. auf Fig. 3 und 4, 82 und 83, Zellgruppen bei einander, in deren Umgebung sich, wieder an Zellen gebunden, Pigmenthaufen vorfinden. Diese Zellgruppen lagern dann an helleren Plätzen zwischen den dunkleren festeren Dotterresten. Helle verzweigte Straßen führen dann von den Zellgruppen aus zur Oberfläche des reducirten Eies. Auch Blutgefäße werden im Eiinneren angetroffen. Man darf annehmen, dass die von Dotter umgebenen Zellgruppen (vgl. Fig. 82, 83) auch in dieser Zeit noch mit dem weiteren Zerlegen des bereits zusammengeflossenen Dotters betraut sind. Das wird, obgleich nicht direkt nachweisbar, wie zur Zeit des Bestehens des Dotters aus Plättchen, um so wahrscheinlicher, als man in der Umgebung der Zellen die Dottermasse überall wie angefressen wahrnimmt (Fig. 83).

Im Inneren älterer Abortiveier wird auffallender Weise nur selten und zuweilen gar kein Zellzerfall mehr wahrgenommen. Anstatt dessen lassen sich an den Kernen der eingewanderten Zellen aber alle möglichen Zustände von Abschnürungen, d. h. von direkter Theilung oder Fragmentirung wahrnehmen, welche, so könnte man meinen, nur in langsamem Tempo wiederholen, was in frühen Stadien der Rückbildung rapid verläuft. Dann wären die beobachteten Zustände direkter Kerntheilung als degenerative Vorgänge zu deuten, und die nach dem Typus der Fragmentirung entstandenen Riesenzellen wären dann als progressive Bildungen nicht aufzufassen. Gegen eine solche Annahme ohne den zugleich beigegebenen Beweis wehren sich ARNOLD's Beobachtungen auf das lebhafteste. Nach diesem Forscher können Wanderzellen mit ovalen Kernen ja wohl einer degenerativen Metamorphose, wie eine jede Zelle auf der Höhe ihrer Entwicklung, z. B. Eizellen mit Kernspindeln (FLEMMING) verfallen; es sind aber die polymorphen vielkernigen Zellen zur Theilung, zur Erzeugung neuer Elemente, zur progressiven Metamorphose befähigt. ARNOLD's Forschungen mahnen hier zur größten Vorsicht in Deutungen von Beobachtungen. Hier müssen an Stelle von Deutungen die Thatsachen selbst treten. Da wir aber das Schicksal der Zellen mit reichlichen Kerntheilungen nicht verfolgen konnten, begnügen wir uns mit den Mittheilungen von direkten Kerntheilungen der Zellen, welche in weit vorgeschrittenen, rückgebildeten Eiern gefunden werden. Da die eigenartigen, oft complicirten Kernfiguren, die der Fragmentirung vorausgehen, hinlänglich bekannt sind, so machen die Abbildungen eine genaue Beschreibung unnöthig. Sehr verschiedene Zustände dieser Art von Kernvermehrung in den Zellen findet man neben den Fig. 82 und 83 getreu wiedergegeben. Man

sieht dort normale runde Kerne abgebildet, dann, durch alle möglichen Zwischenformen vermittelt, Zellen mit mehreren Kernen, die bis zu sechs angetroffen werden und sich durch Größenunterschiede von einander sehr wesentlich unterscheiden. Der zuweilen nur schwer wahrnehmbare Zelleib ist, wie auch die Abbildungen lehren, äußerst unregelmäßig kontourirt. Oft ist vom Zelleib um den getheilten Kern gar nichts wahrnehmbar gewesen. Der Inhalt des Zelleibes erscheint andererseits fein granulirt. An die direkte Kerntheilung dieser Elemente habe ich nie eine Zelltheilung sich anschließen sehen, was natürlich nicht gegen eine solche sprechen kann. Da aber auch weitere Zerfallszustände des Kernes mir nicht entgegentraten, so kann die Vermuthung, dass diese Zellen zur Zerlegung des Dotters dienen und dabei in gleicher Weise, aber langsamer wie in den ersten Stadien der Eirückbildung sich auflösen, durch die Beobachtung nicht befestigt werden. Wir verlieren hier den Maßstab für eine sichere Beurtheilung des Wahrgenommenen, weil die Reihe nicht mehr vollständig ist.

---

Der Rückbildungsprocess der Eier im Ovarium von *Siredon pisciformis* ist, wie ich glaube, bis auf wenige Punkte klar gelegt. Über die Struktur- und Texturverhältnisse von Eiern in den mittleren Stadien der Rückbildung gedenke ich späterhin einige Punkte von Interesse mitzutheilen. Durch den Besitz von Pigment im reifen Eie und durch die Größe aller zelligen Elemente eignete sich *Siredon* zum Ausgangspunkte für das eingehende Studium vieler Verhältnisse. Was an wichtigen Fragen hier unbekannt blieb, suchte ich an dem reichlicher zu Gebote stehenden Materiale von *Salamandra maculosa* klarzulegen. Es gelang vor Allem, bei diesem Thiere die Stadien, mit denen die Eirückbildung anhebt, aufzufinden, ferner einige wichtige ergänzende Beobachtungen zu gewinnen und Mittelstadien des degenerirenden Eies aufzufinden, welche im Zusammenhange mit denen von *Siredon pisciformis* histologische Einzelheiten an anderer Stelle bringen mögen.

## 2. Rückbildungsvorgänge am Ovarialeie von *Salamandra maculosa*.

In gleicher Weise wie die mit der Einbuße formativer Eigenschaften einhergehenden Veränderungen an den in den Dotter eingedrungenen Zellen bei *Siredon pisciformis* sich an der Zellperipherie

und am Kerne geltend machen, sind von mir am Ovarialeie des Erdsalamanders an entsprechenden Stellen Veränderungen wahrgenommen, welche als Merkmal des Todes der Eizelle gedeutet werden müssen. Wenn schon nur wenige diesbezügliche Beobachtungen vorliegen, so lässt sich doch das vorher entworfene Bild von jenem Destruktionsprocesse am Eie ergänzen.

a) Vorgänge an der Oberfläche des Eifollikels.

Diese betreffen die das Ei umgebenden Zellhüllen, welche am gereiften Objekte aus drei Lagen bestehen. Die an den außerhalb der Eizelle, an deren Hüllen sich abspielenden Vorgänge führen solche, an der Oberfläche der Eizelle selbst erkennbare mit sich; diese endigen mit dem Eindringen von Fremdzellen in den Dotter, woraus ein allmähliches Durchwachsen desselben mit Zellen resultirt. Dies Verhalten bei *Salamandra maculosa* stimmt fast völlig mit dem bei *Siredon pisciformis* überein, so dass wir es hier füglich übergehen dürfen.

Um im Anschlusse an die normalen Verhältnisse bequem die regressiven Vorgänge an den Umhüllungen des Ovarialeies vorführen zu können, stellte ich auf den Fig. 84—91 einige Entwicklungsstadien der Eihüllen dar. Man erkennt auf der Fig. 84 drei frei in der Wand des Eierstockes liegende Eizellen, in deren Peripherie allenthalben kleinere Zellen schon derartig sich gruppirt, dass sie eine innige Zugehörigkeit zu den Eizellen verrathen. Mit dem Reifen einer jeden dieser Eizellen würde eine Anschwellung derselben im Stroma der Ovarialwand nothwendig verbunden sein, welche das Ei allmählich mit den beiden freien Flächen der Wand in Berührung bringen muss. Die eine Fläche würde dann dem vergrößerten Eie mit ihrem Peritonealepithel, die andere mit dem den ovariellen Lymphraum auskleidenden Epithel, welches O. SCHULTZE als Innenepithel bezeichnet, eine Hülle zukommen lassen. So würde ein Zustand hervorgehen müssen, wie ihn die Fig. 85 uns vorführt. Auch hier befindet sich zwischen Ei und dem beiderseitigen Plattenepithel jene aus dem Stroma der Wand stammende Zelllage (welche nach NUSSBAUM bei Anuren vom Keimbläschen her stammen soll), welche sich im Vergleiche mit der Fig. 84 stärker abplattete und das Ei inniger umhüllt. Die epitheliale und die Stromahülle bleiben an stärker gereiften Eiern stets erkennbar. Man wird sie auf den Fig. 86 und 87 wahrnehmen. Die das Ei unmittelbar berührenden



Stromazellen vermehren sich späterhin, um auf diese Weise einen kontinuierlichen Zellverband um das Ei zu Stande kommen zu lassen. So bauen sie bald eine Art Epithel, Eiepithel oder Follikelepithel um das Ei auf. Sie lassen aber auch frühzeitig, wie es scheint, Elemente hervorgehen, welche sich zwischen die zwei primitiven Hüllen einschieben und dann eine mittlere Lage schaffen. Es soll die Möglichkeit aber nicht als ausgeschlossen erachtet werden, dass die flächenhaft abgeplatteten Zellen dieser Schicht auch vom Bindegewebe der Ovarialwand sich direkt herleiten. In dieser mittleren Lage entstehen nach und nach feinste, von O. SCHULTZE bei den Urodelen als stärker entwickelte Elemente denn bei den Anuren wahrgenommene Fibrillen, welche zunehmen und die mittlere Eihülle zeitweise als die mächtigste erscheinen lassen. Die Fig. 88 führt uns die mittlere Lage in ihrer ersten Anlage vor; die Fig. 89, 90 und 91 zeigen sie uns in voller Entfaltung. Hier ist das Eiepithel scharf gegen die mittlere Hülle abgegrenzt und gewann die bekannte regelmäßige Anordnung seiner Zellen. Zwischen ihnen und der Eizelle findet sich bald als Grenzschrift das zarte Oolemma, die Dotterhaut, ein, welche ich in gleicher Weise wie O. SCHULTZE als eine einfache strukturlose Membran erkannte. Eigenartige Umordnungen in der Rindenschicht der Eizelle endigen mit der Ausbildung einer radiär gestreiften Zone des Eiinhalts, welche als der Ausdruck eines geregelten Systems reicher Straßen für das Ernährungsmaterial ins Eiinnere gelten mag. Auch O. SCHULTZE hält die radiäre Zone für die periphere umgewandelte Dotterschicht. Auf diese streng radiär gestreifte Schicht folgt eine auf Schnitten fein granuliert erscheinende Lage, in welcher ebenfalls eine streifige, parallel gefügte Anordnung des Eiinhalts erkennbar ist. Die Fig. 89—91 geben das nur kurz angedeutete Verhalten wieder.

Das reifende, mehr und mehr anschwellende Ei buchtet sich von der Ovarialwand allmählich in den inneren Lymphraum des Ovarium vor, den wir natürlich auch ohne Anwesenheit von Lymphzellen einen Lymphraum heißen (vgl. O. SCHULTZE), und behält bald nur noch an einer kleinen Oberflächenstrecke den Zusammenhang mit der Ovarialwand. Von dieser Stelle aus kann das Ei Blutgefäße erhalten; von dieser Stelle aus überzieht das »Innenepithel« die von lymphatischer Flüssigkeit umspülte prominirende größte Strecke der Eioberfläche (vgl. O. SCHULTZE). Das Peritonealepithel, welches eine Zeit lang das Ei ebenfalls zu berühren vermochte, kann dies zu Gunsten des Innenepithels ganz aufgeben, um so mehr, als sich

zwischen Ei und Peritonealepithel reichliches Bindegewebe mit Gefäßen für das reifende Ei zu entwickeln pflegt. An einer kleinen Strecke indessen kann auch an reifen Eiern das Peritonealepithel als Überzug bestehen bleiben.

So erhält denn ein jedes Ei im Laufe seiner Reifung drei Zelllagen als Hüllen, von denen die äußerste als plattes, einschichtiges Innenepithel die Eiverbindung mit der Ovarialwand an einer Stelle übernimmt, von denen die mittlere Lage, mit Zellen und Fibrillen versehen, Bindegewebscharakter trägt und als Bindegewebe zum Träger der sich reichlich entwickelnden Gefäße des abgestorbenen Eies wird. Die innerste Zelllage erscheint als Ei- oder Follikel-epithel. Je größer die reifende Eizelle wird, um so mehr werden die drei, Zellen tragenden Hüllen auf Kosten des wachsenden Dotters abgeplattet und unansehnlicher. Die mittlere Lage büßt an großen normalen Eiern am meisten an Selbständigkeit ein; sie regt sich aber sofort nach dem Absterben der Eizelle wieder, um dann um so lebenskräftiger ihr Dasein erkennen zu lassen.

Über die Genese der Eizelle und die Elemente der Umhüllungen des Eies bringe ich hier keine eigenen Beobachtungen; dieselbe hat mit dem hier behandelten Thema direkt nichts zu thun. Doch legen auch diese Untersuchungen gegen mancherlei irrige Vorstellungen Zeugnis ab, so gegen die Bemühungen, die Wanderzellen als die Bausteine der Eizellen und deren Umhüllungen zu preisen. Sollte man doch z. B. überall Front machen gegen Wagnisse wie das von VALAORITIS<sup>1</sup>, der die Eizellen von Leukocyten herleitet. Vor den unstäten Wanderzellen muss gewarnt werden, wenn es sich um die Bildungsgeschichte der normalen Eihüllen handelt. Diesbezüglich glaube ich auch, gutes Recht zur Annahme zu haben, dass manche der von O. SCHULTZE<sup>2</sup> als normal beschriebenen und abgebildeten Entwicklungsstadien der Eihüllen von abgestorbenen, sich rückbildenden Wintereiern entnommen sind, dass darin die Ursache eines Irrthums liegt. Die Beschreibung von zarten, blassen, unter der Follikelhaut gelagerten Zellen ohne Membran und mit spitzen Fortsätzen, durch welche anastomotische Netze entstehen, lässt sich so gut auf die in ein degenerirendes Ei eingedrungenen Elemente beziehen, zumal da in ihnen stark lichtbrechende, den kleinsten Dotterkörnchen gleichende Körnchen wahrgenommen wurden. Diese Vermuthung berechtigt, jenem Autor nicht in Allem, was diesen Punkt angeht, zuzustimmen, zumal die eigenen Beobachtungen auf dem vertrauten Gebiete lückenlose zu sein scheinen. Es ist nicht ohne Interesse, zu sehen, wie O. SCHULTZE in der schwierigen Frage, die er eingestandenermaßen nicht zu entscheiden vermochte, an Beobachtungen, welche His an Eiern von

<sup>1</sup> E. VALAORITIS, Über die Oogenesis beim Landsalamander. Zoologischer Anzeiger. 1879. pag. 597—599.

<sup>2</sup> O. SCHULTZE, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Erste Abhandlung. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XLV. 2. 1887. pag. 181. Fig. 8 und 9.

Knochenfischen anstellte, erinnert. His<sup>1</sup> glaubte seiner Zeit, dass die an jungen Eiern fehlende, einer Membrana granulosa vergleichbare Zellschicht an großen Eiern in Form von Leukocyten auftrete. Das geschärfte Urtheil desjenigen Forschers, welcher die gleichzeitige Anwesenheit von reifenden und sich rückbildenden Eiern in einem jeden Eierstocke kennt, wird bei His' Schilderungen (l. c. pag. 29) und Abbildungen (Tafel IV Fig. 28) sofort an sich rückbildende Eier denken, welche bereits einer Invasion von Zellen ins Innere ausgesetzt waren. Ob diese Zellen im Inneren des Eies von *Salmo salar* nun Leukocyten sind oder gewucherte Elemente des Eiepithels, kann ja gleichgültig sein. Jene Beobachtungen von His werden aber nicht mehr beweisen können, dass die Granulosa von Leukocyten abgeleitet werden muss (l. c. pag. 36). Dafür müssten untrüglichere Dokumente beigebracht werden. Dass kernhaltige Zellen im Salmeie vorkommen können, hatte His nachgewiesen. Diesen Thatbestand wird man aber, wie die hier niedergelegten Beobachtungen lehren, als regressive Vorgänge am Ovarialeie zu deuten haben. Auch wird man, wie ich glaube, Vorsicht walten lassen müssen, die Beobachtungen von intravitellinen Kernen oder Zellen zur Entstehung der Membrana granulosa zu verwerthen. Ob Kerngebilde vom Keimbläschen zur Oberfläche des Eies sich fortbewegen, oder von dieser ins Innere der Eizelle eindringen, ist nicht immer leicht zu entscheiden. Wenn es aber feststeht, dass letzteres an abgestorbenen Eiern vorkommt, so darf man Misstrauen gegen bestehende Ansichten hegen, nach welchen aus zellenartigen Körpern im Dotter des Wirbelthiereies ein Epithel an der Oberfläche des Eies, die Membrana granulosa entstehen soll. Etwas erneute Untersuchungen über diesen Gegenstand werden, um falschen Deutungen zu entgehen, mit dem Prozesse der Eirückbildung zu rechnen haben. Ein sichereres Fundament scheinen indessen die diesbezüglichen Angaben von NUSSBAUM<sup>2</sup> zu haben. Nach diesem Autor findet bereits in frühen Entwicklungsperioden von Anuren (*Rana fusca* und *Rana esculenta*, *Bufo cinereus*, *Bombinator*, *Pelobates fuscus* und *Alytes obstetricans*) und von Knochenfischen am Kerne der Eizellen maulbeerförmige Abschnürungen statt. Ein Kerntheil soll sich zum Kerne der Eizelle entwickeln, während die anderen, vielfachen Kernprodukte sich um die Eizelle lagern und das Eiepithel bilden. Ein gleicher Vorgang wiederholt sich nach NUSSBAUM auch bei der Eiregeneration des erwachsenen Thieres. Die betreffende maulbeerförmige Kerntheilung und die ihr nachfolgende Bildung der Membrana granulosa aus Produkten der Mutterzelle habe ich bei erwachsenen Urodelen nicht wahrnehmen können. Auch die eigenen Beobachtungen über die Bildung der Hüllen der Eizelle vermag ich mit NUSSBAUM's Angaben vor der Hand nicht in Einklang zu bringen.

Das beobachtete früheste Stadium der dem Untergange verfallenen Ovarialeier bei *Salamandra maculosa* zeigte an einigen Stellen der Peripherie der Eizelle nur sehr geringe Abweichungen vom normalen Verhalten der Eihüllen und der Dotterrinde. Das betreffende Ei besaß einen Durchmesser von 2,2—2,5 mm; es war

<sup>1</sup> W. His, Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen. Leipzig. 1873. Mit 4 Tafeln.

<sup>2</sup> NUSSBAUM, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XVIII.

auf Schnitten fast überall kreisrund. Sein Inneres findet man mit Dotterplättchen durchweg erfüllt. So deuten denn die Größe des Eies und das Vorhandensein jener letzteren auf den bald oder sogar schon erreichten Reifezustand des Eies hin. Das Keimbläschen war völlig verschwunden (diese Aussage stützt sich natürlich auf die Durchmusterung der ganzen Schnittserie), so dass die Lebensfähigkeit des Eies sicher schon lange erloschen war. Dafür spricht auch der Umstand, dass die ganze Dottermasse fast gleichmäßig mit Zellen erfüllt war, welche sich nachweisbar noch in jüngster Zeit vom Eiepithel lösten, wobei auch die Möglichkeit besteht, dass Blutzellen aus den in der mittleren Eihülle reichlich aufgetretenen Gefäßen ins Innere einwanderten. An einigen Stellen zeigte sich an der Oberfläche das auf Fig. 92 wiedergegebene Verhalten. Jegliche feinere Strukturen an der Dotterrinde sind hier verschwunden. Es fehlt die radiär gestreifte Zone; statt ihrer erreicht eine gleichmäßig fein granuliert aussehende Masse das Eiepithel, welches nicht mehr durch eine scharfe, homogene Dotterhaut gegen die Eizelle sich abgrenzt. Diese Grenzmembran ist eben so wie die radiäre Dotterrinde verschwunden. Das Eiepithel berührt dadurch die Dotterrinde unmittelbar. Ein ähnliches Schicksal ereilte die Grenze von Eiepithel und der mittleren Eihülle: die normale Grenzzone ist als einheitliche, scharfe Linie wohl noch zu ahnen, aber nicht mehr deutlich ausgeprägt. Das Epithel hat an Höhe aller seiner Elemente gewonnen, was namentlich an den Kernen sich kund thut. Diese Eigenschaften mögen zusammen wohl als die charakteristischen ersten Merkmale dafür zu gelten haben, dass die Eizelle abgestorben ist. Ich möchte dies etwa folgendermaßen begründen. Die feinen regelmäßigen radiären Strukturverhältnisse der Dotterperipherie stellen sich zur Zeit ein, in welcher das Ei behufs seiner Reifung einem regen Stoffwechsel unterlag. Am reifenden Ei erhielten die Hüllen ihre Prägung und wurden dabei durch die mächtig vorhandene Eizelle auf ein Minimum reducirt. Die feinen Strukturverhältnisse mussten ihre Bedeutung einbüßen und daher verschwinden, sobald das Ei abstarb. Das Eiepithel, dem, so lange der Eizelle alles Nahrungsmaterial zugeführt wurde, im Wachsen bald Einhalt geboten war, musste mit dem Absterben des Ovulum Nahrungsmaterial für sich im Übermaße finden und durch dasselbe zum Wachsen angeregt werden. Dieser nutritive Reiz würde hier also aus Reduktionerscheinungen an der Eizelle hervorgehen und in progressiven Processen in der Umgebung der letzteren seinen Ausdruck finden.

Es bedingen sich so gegenseitig der Tod des einen und das Aufleben der anderen Elemente; das letztere bewirkt direkt das frei werdende Nahrungsmaterial. Andere Momente brauchen wir zur Erklärung der geschilderten Thatsachen nicht herbeizuziehen. Der formative Reiz äußert sich fernerhin im Wachsthum und in der rapiden Vermehrung der Zellen der mittleren Eihülle. Die Fig. 92 zeigt als Beleg hierfür mehrfach zwei runde Kerne neben einander in einem Zellleibe und Abschnürungszustände der Zellkerne in der mittleren Zone. Alle Theilungsfiguren an den betreffenden Kernen dieses Eifollikels deuten auf direkte Kerntheilung hin. Sicher treten aber in dieser mittleren Zone auch indirekte Kerntheilungen auf, wie wir aus der von einem anderen Objekte entnommenen Fig. 96 wahrnehmen.

Bei der Durchmusterung der Oberfläche desselben Eies finden sich an vielen Stellen die dem Einwachsen von Zellen ins Innere vorausgehenden Wucherungen des Eiepithels, die an einem anderen Objekte noch schöner hervortraten. Eine später genauer zu erwähnende Bedeutung erhält das Ei, von dem die Fig. 92 entnommen ist, noch dadurch, dass es fast gleichmäßig von eingewanderten Zellen durchsetzt ist. Es unterscheidet sich hierdurch von dem Eie, dessen Struktur in den Fig. 93—98 sich zu erkennen giebt. Dieses letztere Ovulum (Fig. 93) besitzt nahe seinem Centrum ein sphärisch gestaltetes Keimbläschen. Das übrige Innere besteht aus an Schnitten körnig erscheinendem Materiale, das fein granulirt als dünner Hof das Keimbläschen umgiebt, grob granulirt den anderen Theil bis zur Oberfläche erfüllt. Es werden auf allen Schnitten der Serie die Dotterplättchen vermisst. Desshalb deuten wir, da noch keinerlei Anzeichen einer vor sich gegangenen Resorption dieser Elemente vorliegen, die Eizelle als ein ungereiftes, aber als ein der Rückbildung verfallenes, weil sich erstens in seinem Inneren eingewanderte Zellen vorfinden, zweitens weil das Eiepithel in allen Stadien der Wucherung wahrgenommen wird, und weil drittens die Oberfläche des Eifollikels reichlich, wie bei sich rückbildenden Elementen, vascularisirt ist. Alles sind untrügliche Zeichen der Rückbildung. Das betreffende Objekt erweitert unsere Vorstellung in so fern, als wir erfahrungsgemäß durch es auch nicht gereifte Eierstockeier dem Untergange verfallen sehen, in so fern wir wahrnehmen, dass in der Eiperipherie der Reduktionsprocess bereits weit vorgeschritten zu sein vermag, ohne dass das Keimbläschen zu Grunde ging.

Im Vergleiche dieses Objektes (Fig. 93) mit demjenigen, dessen Oberfläche auf Fig. 92 dargestellt ist, fällt die Thatsache auf, dass bei ersterem trotz des stärker als beim letzteren gewucherten Eiepithels das Innere nur äußerst spärlich mit Zellen durchsetzt ist, während beim Ei der Fig. 92 eine gleichmäßige Durchwachsung des Inneren erfolgte. Aufschluss über diese Erscheinung geben solche Eizellen, welche im frühen Stadium der Dotterplättchenbildung sich rückbildeten. Ein solches Objekt findet sich auf der Fig. 98 abgebildet. Man findet hier im Inneren eine aus feinen Netzen zusammengesetzte, granulirt erscheinende Masse. Der Peripherie zu lagert auf der linken Eihälfte eine dunklere körnige Materie, welche fast nur aus Dotterplättchen besteht. Letztere sind aus mir unbekannter Ursache im Ei zusammengeballt nur in bestimmten Distrikten des Dotters zu finden. Ausschließlich an die Summen von Dotterelementen sind die in das Ei eingedrungenen Zellen gebunden; sie durchsetzen die zusammenliegenden Dotterplättchen. Ein gleiches Verhalten gilt für alle Theile des Eies und für andere Objekte aus ähnlichen Stadien der Reife. Mag man die eigenthümliche ungleichmäßige Vertheilung der Dotterplättchen im Eie erklären wie man wolle, für uns gewinnt doch die Thatsache der alleinigen Durchwachsung der Dotterplättchen durch eingewanderte Zellen eine höhere Geltung. Denn wir bringen sie damit in Übereinstimmung, dass sich rückbildende Eier ohne Dotterplättchen nur spärliche, an Dotterelementen reiche Rückbildungseier aber viele eingewanderte Zellen besitzen. Wir folgern daraus, dass die Dotterelemente die Einwanderung der Zellen begünstigen. Ist das aber richtig, so reicht für die allzu starke Wucherung des Eiepithels und die etwa auch einwandernden Blutzellen die früher von uns angenommene Ursache allein nicht mehr aus; denn es wird nicht allein durch größeren Nahrungszufluss nach dem Tode der Eizelle ein formativer Reiz auf die lebensfähigen Elemente der Peripherie ausgeübt werden, sondern auch vom Dottermateriale muss irgend ein Reiz ausgehen, der, vielleicht von chemischer Natur, bewirkt, dass wuchernde Elemente vorzüglich es selbst aufsuchen. Auf keinen Fall darf die ganze Erscheinung des Eindringens der Zellen ins Ei, des Zerlegens des Dotters durch die Zellen etc. so aufgefasst werden, dass die Eindringlinge von vorn herein mit jenen Aufgaben betraut waren, dass im Hinblick auf das Absterben von Eiern diese mit einem Epithel sich umgaben etc., dass die Natur mit diesem den Zweck hat erfüllen wollen, welchen die wuchernden Elemente thatsächlich für den

Organismus haben. Die Anschauung indessen mag zu Recht bestehen, welche jenen so zweckmäßig verlaufenden Process durch von außen kommende, zwar nicht näher gekannte Reizerscheinungen auf das Eiepithel zu Stande gekommen sein lässt, welche aussagt, dass mit dem Absterben der Eizelle der formative Reiz auf deren benachbarte Elemente übertragen und das einst bestandene Gleichgewicht dadurch aufgehoben werde. Das zu Tage tretende Übergewicht der einst im Wachsthum zurückgehaltenen Elemente über die zu Grunde gegangene Eizelle erscheint als ein herrliches Beispiel für den wechselseitigen stetigen Kampf der Elemente im Organismus. Dass dieser Kampf im Eierstocke ein äußerst reger ist, ist in so fern nicht wunderbar, als wir den verschiedenartigsten Ausdruck reichlicher Neubildung gerade in diesem produktiven Organe wohl erwarten dürfen.

Nach diesen Betrachtungen kehren wir zu den Veränderungen zurück, welche sich an den Hüllen des sich rückbildenden Eies vom Salamander abspielen. Das auf den Fig. 93—97 abgebildete Objekt besitzt ein Epithel, an welchem alle Zustände sich finden, die das Verhalten auf der Fig. 92 mit den von Siredon pisciformis kennen gelernten Stadien verknüpfen, so dass eine Lücke in der Beobachtung hier nicht mehr besteht. Auf der Fig. 93 ist das Eiepithel streckenweise aus platten und, wie es an Schnitten scheint, nicht direkt an einander schließenden Zellen zusammengesetzt, also etwa einem Stadium der normalen Hüllen entsprechend, welches die Fig. 87 oder 88 darbieten. An anderen Stellen liegen die Elemente in einer Lage dicht beisammen, während an noch anderen Orten das Epithel mehrschichtig geworden ist. Hier sieht man Elemente sich abspalten und ihren Mutterboden verlassen. Bei starker Vergrößerung ist das einschichtige, noch ziemlich scharf abgegrenzte Epithel auf Fig. 95 dargestellt. Es zeigt der getheilte Kern einer Zelle die beginnende Proliferation an. Auf der Fig. 94 erkennt man neben der Vermehrung ein allmähliches Wachsthum der dicht beisammen liegenden Elemente. Damit in Verbindung steht eine undeutlicher werdende Abgrenzung des Eiepithels gegen den Dotter, sowie gegen die mittlere Eihülle. Auf Fig. 96 ist die Vermehrung der Zellen der mittleren Eihülle an den Kerntheilungsfiguren erkennbar; auf der Fig. 97 sind sowohl das Eiepithel als auch die Elemente der mittleren Hülle gewuchert. Das Epithel verlor seine scharfen Kontouren vollständig, so dass die Grenze zwischen beiden Hüllen nicht mehr erkennbar ist. An mehreren Stellen drangen Zellen gegen den Dotter vor.

dessen Oberfläche dadurch unregelmäßig gestaltet ist. Nach rechts geht an der Fig. 97 das gewucherte Epithel in fast normales über, das sich durch eine Grenzmembran noch gegen die Eizelle abgesetzt zeigt.

Über das Schicksal des Keimbläschen absterbender oder abgestorbener Eier bringen die Beobachtungen an Eiern von *Salamandra maculosa* nur wenige Aufschlüsse. Sie beziehen sich auf das Keimbläschen des sich rückbildenden Ovulum der Fig. 93. Der Eikern ist hier wie auf den anderen Schnitten der Serie von runder Gestalt. Er ist von einer zarten, aber deutlichen Membran überall abgegrenzt. Sein Inneres erscheint an den Dauerpräparaten von einer äußerst fein granulirten Materie eingenommen, welche peripher bis dicht unter der Kernmembran eine größere Anzahl verschieden großer bläschenartiger Kernkörperchen enthält. Diese färbten sich mit Karmin leicht röthlich. An einer Stelle der Oberfläche des Keimbläschens (Fig. 93 rechts unten) erkennt man eine reichere Anhäufung von in Bleu de Lion bläulich sich färbenden größeren und anderer, durch Karmin stark roth tingirten kleinsten Körnchen. Auf der Fig. 98 sieht man zwei Stellen der Peripherie des Keimbläschens bei stärkerer Vergrößerung abgebildet. Bei *b* erscheinen die Verhältnisse derartig, dass die rechts und links unter der Membran befindlichen röthlichen Körperchen allmählich eine mehr bläuliche Färbung annehmen, um schließlich größere blaufarbte Ballen zu formen, zwischen denen stark roth gefärbte Körnchen als Knotenpunkt eines unregelmäßigen Chromatinnetzes auftreten. Der ganze Habitus dieser sich rückbildenden Eizelle, noch im Besitze des Keimbläschens sich befindend, lässt der Vermuthung Raum, dass dieses ebenfalls im Zustande der Rückbildung sich befinde. Wenn schon die Abweichung vom normalen Zustande klar zu Tage liegt, so wird man doch erst nach der Verfügung über reichere Beobachtungen dieses Gegenstandes genauer darzulegen vermögen, welchen Gang der regressiven Metamorphose das Keimbläschen absterbender Eizellen einschlägt. Dieser wird je nach dem Ausbildungsgrade des die Rückbildung antretenden Keimbläschens im Eie verschieden sein. Vorläufig bleiben uns alle Übergangsformen zwischen dem normalen und dem abnormen Keimbläschen des Salamandereies noch unbekannt.

Beobachtungen von Ovarialeiern, wie sie auf der Fig. 93 dargestellt sind, hätten denjenigen, welche früher nach der Herkunft eines Nebenkeimes im reifenden Eie suchten, willkommen erscheinen



mtissen. Denn in dem Eie mit scheinbar normalem Keimbläschen wären anderswerthige Zellen thatsächlich gefunden. Auch heut zu Tage muss davor gewarnt werden, die hier geschilderten Beobachtungen zu Gunsten anderer als der angegebenen Anschauungen heranzuziehen, da erstere in jeder Weise als Stadien desjenigen Processes sich verrathen, welchen dieser Aufsatz behandelt. Es darf mit einem gewissen Rechte diese Untersuchung gegen die Lehre vom Parablasten ins Feld geführt werden, da dieselbe sich irrthümlich auch aus Beobachtungen aufbaute, welche mit den vorgeführten übereinstimmen. Auch muss es einleuchten, wie Ovarialeier von der auf Fig. 93 dargestellten Struktur leicht der Vorstellung Nahrung verleihen können, dass die Membrana granulosa sich aus Elementen aufbaue, welche, vom Keimbläschen losgelöst, den Dotter durchsetzen, um so allmählich die Peripherie zu erreichen. Ich will mich hier jedes Urtheils über die so gedeuteten anderen Beobachtungen enthalten, jedoch diese vor gleichen Deutungen schützen.

---

Eine letzte Erscheinung, die am Ovarium von *Salamandra maculosa* zu beobachten war, bezieht sich auf die späteren Phasen der Eioresorption. Es ließen sich hier noch deutlicher als bei Siredon zwei Formen von rückgebildeten Eiern unterscheiden. Die eine stimmt überein mit der bei Siredon beobachteten, welche Fig. 3 und 4 wiedergeben. Hier finden sich im Inneren äußerst unregelmäßig geformter Eier zusammengeballte Dotterreste, welche von Zellen durchsetzt sind. Auf Fig. 99 und 100 sind zwei, dem Ende der Rückbildung nahe liegende Stadien abgebildet. Die zweite Form tritt uns in Eiern entgegen, welche der Dotterplättchen entbehren, im Inneren eine Zeit lang fein körniges Material bergen, welches von stark gewuchertem, mehrschichtigem hellen Dotterepithel umgeben wird. Bemächtigte sich das letztere der centralen Eitheile, so bestehen diese Eiformen fast ausschließlich aus hellen Elementen, welche in mancherlei Zuständen der Rückbildung angetroffen werden. Blutgefäße der Oberfläche können in verschiedenem Grade in das Innere der Eizelle ebenfalls eingedrungen sein; dann sind sie als Schlingen oder weite Kapillaren zwischen reichlichen Zellgruppen hier anzutreffen. Die Oberfläche aller Eiformen birgt unter dem Plattenepithel eine aus der mittleren Eihülle hervorgegangene, an Zellen und Gefäßen reiche Zone. Die dotterhaltenden Eier mögen aus solchen, welche ausgereift oder der Reifung nahe waren, die dotter-

losen Objekte aber mögen aus unreifen Eiern hervorgegangen sein, wie wir sie im Anfangstadium auf der Fig. 93 sahen.

Die Zwischenstadien, welche die dotterhaltigen Eizellen während der Auflösung vom Anfang (Fig. 98 und 1) bis zum Ende (Fig. 3, 99 und 100) durchlaufen, zeichnen sich eben so wie bei *Siredon pisciformis* durch die unregelmäßigste Gestalt der zeitenweise durch Zellen und Blutgefäße völlig organisirten Objekte aus. Man nimmt in ihnen außer den Dotterresten helle reichlich gewucherte Epithelzellen, sehr zahlreiche Blutgefäße und mit diesen wahrscheinlich eingedrungene, spindelförmige und verästelte Bindegewebszellen wahr. Das Bild ist durch die große Mannigfaltigkeit der Anordnung aller dieser Theile oft ein recht atypisches und bildlich ein schwer darstellbares. Diese Zwischenstadien bieten nach der histologischen Seite hin noch größeres Interesse; auf sie werde ich an anderer Stelle zurückkommen.

Die Rückbildung der weiblichen Keimprodukte von Amphibien findet nach den vorgeführten Befunden bei *Salamandra maculosa* und bei *Siredon pisciformis* in der Weise statt, dass dem Absterben der Eizelle die Wucherung der Gefäße, deren Umgebung und die Proliferation der Elemente der Eihüllen auf dem Fuße folgt, dass in zweiter Instanz ein Durchwachsen der abgestorbenen Eizelle mit Elementen, welche vom Eiepithel oder aus den Gefäßen stammen, erfolgt, dass in dritter Instanz die Invasionsherde von Zellen mit der Erweichung des Dotterinneren betraut werden, welcher durch die das Ei durchsetzenden Gefäße darauf entfernt wird. Auf diese Weise schrumpft die Eizelle nach und nach ein und ist schließlich nur noch am Besitze der am schwersten resorbirbaren Stoffe, Pigment und Dottermassen erkennbar. Es ergiebt sich die gewichtige Thatsache, dass niemals die Eizelle allein, sondern der ganze Eifollikel an der Rückbildung Antheil nimmt. Dies ist von Wichtigkeit, weil auch bei anderen Wirbelthieren stets der ganze Eifollikel durch das Absterben des Ovulum in Mitleidenschaft gezogen wird, und weil hieraus eine gewisse Einheitlichkeit der Vorgänge bei verschieden gebauten Eifollikeln zu erkennen ist.

An der Hand der gewonnenen Resultate ist es lohnend, Umschau zu halten, in wie weit im Eierstocke der übrigen Abtheilungen der Wirbelthiere erfahrungsgemäß die gleichen Prozesse sich periodisch wiederholen. Zahlreiche Forschungen stellte ich nach dieser Richtung vor Jahren an. Die hier mitgetheilten Beobachtungen bil-

den einen Theil derselben. Es lockte, die Veröffentlichung dieser Untersuchungen vorseilen zu lassen, da hier fast in schematischer Schönheit dasjenige auftritt, was bei den anderen Abtheilungen oft in schwerer erkennbarer Weise, was je nach dem complicirteren Baue des Eifollikels in schwerer zu deutender Art sich vollzieht. Den gleichen Process der Rückbildung des ganzen Eifollikels habe ich bei den Reptilien, Vögeln und den Säugethieren studiren können. In dem Gewinne, alle vorher bekannten und selbst kennen gelernten diesbezüglichen Vorgänge nach einem einheitlichen Gesichtspunkte haben beurtheilen lernen, liegt ein gewisser Fortschritt, der die Publikation anderer interessanter Beobachtungen berechtigt erscheinen lässt.

Seit dem Anfange der sechziger Jahre haben Autoren ihr Augenmerk häufig auf Zustände gerichtet, welche in den Rahmen des vorgeführten Rückbildungsprocesses des Eifollikels gehören. Mancherlei Deutungen sind jenen Beobachtungen zugeschrieben, und zähe hat man diese auch als Dokumente für die jetzt verfallende Hypothese vom Nebenkeime oder Parablasten herangezogen. Am eklatantesten sind in dieser Beziehung die schon öfters beleuchteten Irrwege, die LINDGREN<sup>1</sup> (1877) eingeschlagen hat. Aus schönen Beobachtungen an den einer regressiven Metamorphose verfallenen Säugethiereiern, welche im Inneren mehrere aus der Membrana granulosa herstammende Zellen aufwiesen, schloss LINDGREN auf einen progressiven Process und bezeichnete die das Ei verzehrenden Zellen als die zweifellosen Vermehrer des Dotters und des Eiinhaltes (pag. 368), als die Bildner des Nebenkeimes der reifenden Eizelle. Die besagte Schrift, in welcher auch der Irrthum verzeichnet steht, dass die Richtungskörper FR. MÜLLER's eingewanderte Granulosazellen seien und wahrscheinlich dem Nebenkeime der Vögel entsprechen (vgl. RAUBER, l. c. pag. 7), wird, wie ich glaube, als Belegstück für die Parablasthypothese mit Recht niemals mehr vorgeführt werden dürfen. Während die in ihr niedergelegten Thatsachen ihren Werth behalten, sind viele, das Urtheil des Forschers betreffende Ansprüche von Unvorsichtigkeit und falschen Schlussfolgerungen getragen. LINDGREN bezeichnete HIS' Lehre vom Parablasten als »reformatorisch«, während die Wege, welche dieselbe einschlug, jetzt

<sup>1</sup> HJ. LINDGREN, Über das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälchen in der Zona pellucida des Säugethiereies und über die von Zeit zu Zeit stattfindende Einwanderung der Granulosazellen in das Ei. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. I. 1877. pag. 334—380. Taf. XVI.

vielfach als Irrwege gekannt sind. Es liegen hier aber keineswegs Änderungen einstmals allein herrschender Anschauungen vor; denn es wurde bereits, nachdem einige Forscher Ähnliches vorher ausgesprochen hatten, im Jahre 1861 durch GEGENBAUR<sup>1</sup> der auch jetzt noch unbestrittene Beweis der organischen Einheit der Eizelle, welche die Lehre vom Parablasten aufhebt, geführt (man vgl. hierüber vor Allem auch H. LUDWIG's Arbeit: Über die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874). Dass das Urtheil dieses Autors gering angeschlagen wurde, mag seltsam sein; aber sehr schwer zu verstehen ist es, wie LINDGREN bei seinen Untersuchungen durch die als vortrefflich erwiesenen Beobachtungen und Deutungen PFLÜGER's<sup>2</sup> vor Missgriffen wenigstens nicht gewarnt wurde. PFLÜGER beschäftigte sich bereits 1863 wie LINDGREN 1877 mit dem gleichen Objekte, mit dem Säugethiereie. PFLÜGER beobachtete nicht allein das Zugrundegehen, die Auflösung von Eifollikeln, wovon Vieles noch mehr wird zu Ehren kommen, sondern er sprach auch mit der vollsten Bestimmtheit aus, dass im Eierstocke unzählige Eier zu Grunde gehen müssen (man vgl. pag. 75 und 76 der Abhandlung). Ja PFLÜGER beschrieb zutreffend die Art, nach welcher die Eizellen aufgelöst werden. Der lösende Faktor für das Ei ward in Zellen gefunden, welche dem Dotter an verschiedenen Stellen aufsaßen, »etwa wie ein Pilz dem Organismus, auf welchem er schmarotzt«. PFLÜGER beobachtete bereits die Herkunft der Zellen; denn »an verschiedenen Stellen sieht man mit ausgezeichnete Klarheit die Zellen der Membrana granulosa durch die Zona pellucida Fortsätze schicken«, um dann allmählich in das Ei einzudringen. PFLÜGER erkannte in dem bereits bei 4—10 Monate alten Katzen sich vollziehenden Lösungsprocesse die Thatsache, dass eine im Grunde krankhafte Erscheinung als nothwendiges Glied in das Bereich des gesunden Lebens sich einfüge (l. c. pag. 77). Jenen Beobachtungen über den zu Grunde gehenden GRAAF'schen Follikel mag, wenn schon das Wesentliche erforscht zu sein scheint, noch Manches hinzuzufügen sein, wie z. B. FLEMMING<sup>3</sup> neuerdings den feineren Vorgang an den zerfallenden

<sup>1</sup> C. GEGENBAUR, Über den Bau und die Entwicklung der Wirbelthier-eier mit partieller Dottertheilung. Archiv für Anatomie, Physiologie und wiss. Medicin. Jahrgang 1861. pag. 491—529. Taf. XI.

<sup>2</sup> PFLÜGER, Über die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig, Engelmann. 1863. Mit 5 Tafeln.

<sup>3</sup> W. FLEMMING, Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethier-eiern beim Untergange GRAAF'scher Follikel. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abtheilung. 1895. pag. 221—244. Taf. X und XI.

Zellen der Membrana granulosa des ausgereiften und nunmehr der regressiven Metamorphose verfallenen Eifollikels schilderte. Erweisen sich PFLÜGER's Angaben über den degenerirenden Eifollikel der Säugethiere aber heute noch als grundlegend, so dürfte man über dieselben nicht leicht hinweggehen.

Die von HIS<sup>1</sup> 1873 aufgedeckte Thatsache, dass zu Zeiten lebhafter Thätigkeit im Ovar der Knochenfische viele Leukocyten vorhanden sind, welche auch in das Ei eindringen, wurde vom Autor selbst und später von LINDGREN in der oben angegebenen Weise für die Begründung der Lehre vom Parablasten dahin verwerthet, dass die eingewanderten Zellen die Dotterelemente hervorgehen lassen. Diese und ähnliche Deutungen, die des sicheren naturwissenschaftlichen Beweises entbehren, haben in gleicher Weise die oben angegebene Beurtheilung zu erfahren; denn bei den meisten Abtheilungen der Wirbelthiere finden wir thatsächlich nur die der Rückbildung anheimgefallenen Eier mit fremden Elementen, seien es Leukocyten oder Granulosazellen, versehen. Bevor wir daher den Fischen eine Ausnahmestellung einräumen, bedarf es untrüglicher Beweise.

BONNET<sup>2</sup> und SEHLEN<sup>3</sup> fügten gleich anderen Forschern den seit PFLÜGER bekannten Thatsachen neue Beobachtungen über die Rückbildung der Ovarialeier bei Säugethieren hinzu. Auch in der Deutung der beobachteten Eirückbildung bis zur völligen Auflösung oder Verkalkung als eines physiologischen Processes schloss sich BONNET eng an PFLÜGER an. Auch durch den Nachweis der gewaltig großen Anzahl der oft dem Untergange verfallenen Eier werden PFLÜGER's Angaben bekräftigt. Unter 441 Eiern mit geschichteter Granulosa bei einer Hündin wurden z. B. nur 37 Eier intakt befunden, während BONNET die anderen in Übereinstimmung mit WAGNER, v. BRUNN und SCHULIN als sich rückbildende auffasst. So finden wir uns hier mit BONNET im vollsten Einklange. Bei der Beurtheilung einiger anderer Befunde jedoch schlugen SEHLEN und

<sup>1</sup> W. HIS, Untersuchungen über das Ei und die Entwicklung bei Knochenfischen. Leipzig 1873. Mit 4 Tafeln.

<sup>2</sup> R. BONNET, Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafel. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1884. pag. 170—230. Taf. IX—XI.

<sup>3</sup> D. v. SEHLEN, Beitrag zur Frage nach der Mikropyle des Säugethier-eies. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrgang 1882. pag. 33—52. Taf. V.

BONNET einen schon vorher von RAUBER<sup>1</sup> angedeuteten Mittelweg ein, den wir nicht betreten möchten. BONNET erachtete einige mit Zellen erfüllte Eier als normale und erwies sich der Ansicht nicht ganz abhold, die eingewanderten Zellen als Futter für die Eizelle anzusehen. SEHLEN sprach sich vorher in ähnlichem Sinne aus; nach ihm könnten vielleicht die eingewanderten Granulosazellen eine Bedeutung für das Wachsthum und die Ernährung gewinnen, wie WALDEYER, STRICKER, HIS annahmen und LINDGREN dies befürwortet. BONNET sah demgemäß wohl die Lehre vom Parablasten durch seine Beobachtungen nicht bestätigt, da die Immigranten ja von der Eizelle aufgefressen werden, ohne die organische Einheit der Eizelle aufzuheben; aber er bekannte sich doch bedingt zur Ansicht RAUBER's (pag. 13—14 der citirten Abhandlung), dass Leukoeyten zur Ernährung des normalen Wirbelthiereies dienen können. BONNET sah sich hierzu veranlasst, da er Ovarialeier beim Hunde und Kaninchen mit normalen Keimbläschen, mit normaler Membrana granulosa und zugleich im Besitze von Immigranten beobachtete, welche z. Th. im Zustande der Auflösung sich befanden. Es erscheint hier die Frage berechtigt, ob die an diesen Eiern normal aussehenden Bestandtheile nicht nur den Schein des Normalen trügen, ob sie in Wirklichkeit nicht schon hochgradige, wenn schon noch nicht erkennbare Veränderungen eingingen; denn es ward durch diese Abhandlung die Thatsache bekannt, dass erstens ein Ovarialei noch im Besitze seines Keimbläschens zu sein vermag, aber doch schon Zeichen des Absterbens oder gar des Todes zeigt, dass zweitens das Zugrundegehen der im degenerirenden Eie befindlichen Elemente (sowohl Blutkörperchen als auch Granulosazellen) eine ganz gewöhnliche normale Erscheinung ist, welche in dem Erweichen des Dottermaterials ihren Endzweck besitzt. Aus diesen Gründen lassen sich die von BONNET verwertheten Befunde ungezwungen in unserem Sinne als frühe Stadien der Eirückbildung deuten, und bevor wir dem Einbürgern einer neuen Lehre über die Ernährung der Eizelle Gewähr leisten, wird der Beweis dafür zu liefern sein, dass neben der, sicherlich auf die Ausbildung der feinsten und geregeltesten Einrichtungen basirenden Ernährungsfähigkeit der reifenden Eizelle dieser auch die Fähigkeit zukäme, feste Massen aufzunehmen und zu verdauen. Versuchen wir uns nur in die complicirten und

<sup>1</sup> A. RAUBER, Über den Ursprung der Milch und die Ernährung der Frucht im Allgemeinen. Leipzig 1879. Mit 2 Tafeln. pag. 1—48.

wunderbar geordneten Wachsthumsvorgänge der Eizelle der Wirbelthiere zu vertiefen, so muss uns auch die Vorstellung des Fütterns der Eizelle mit zufällig hier oder dort auftretenden Elementen als eine wenig verständliche erscheinen. Ich neige der Ansicht hin, dass für das Reifen der Eizelle auf andere Weise gesorgt wurde, dass das lebende normale Ei sich ganz energisch gegen jegliche Eindringlinge wehrt, welche ihm nur Beschwerden in der Verdauung bereiten würden. FLEMMING's sorgsame Beobachtungen liefern für mich den Beweis, dass, was wir vom Amphibienei wissen, auch gereifte Eizellen bei Säugethieren sich zurückzubilden vermögen. Es muss auch erwogen werden, dass das Wirbelthierei mit dem Oolemma versehen ist, welches wohl das Eindringen flüssiger Nahrungsstoffe in das lebende Ei gestattet, sich aber sofort mit dem Absterben der Eizelle verändern muss, bei dem Amphibieneie sogar rasch verschwindet, und dann allen möglichen Zellen den Eintritt gestattet. Man wird sich daher vielleicht dahin äußern dürfen, dass das Oolemma mit dem Momente, in welchem es Leukocyten oder dergleichen durch sich wandern lässt, wie das ganze Ovulum nicht mehr normal sei.

Eine andere Ansicht mag hier, so weit sie auf unser Thema Bezug nimmt, Erwähnung finden. Ein Vertreter der Lehre von der freien Kernbildung interpretirte die Befunde aus BONNET's erwähnten Untersuchungen. DAVIDOFF<sup>1</sup> ist der Meinung, dass die von BONNET als Phasen der Auflösung gedeuteten Kernzustände in der Eizelle von Säugethieren in umgekehrter Weise als Phasen von Kernbildungen gedeutet werden dürften (vgl. pag. 526). Ein zur Vertretung dieser Ansicht erforderlicher Beweis liegt nicht vor, so dass auch eigentlich kein Grund besteht, diese Meinung zu widerlegen, was übrigens alle dargelegten Beobachtungen am Amphibieneie, welche nach meinen Erfahrungen im Wesentlichen mit denen am Säugethiereie übereinstimmen, besorgen würden. Es ist von dieser Seite her die Lehre von der freien Kernbildung nicht zu begründen.

Einen richtigen Ausgangspunkt für die Beurtheilung der beobachteten und, wie es scheint, in den Kreis der Eirtükbildung fallenden Thatsachen fand auch v. TÖRÖK (Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1882. pag. 33—52. Taf. V) nicht. Bei

---

<sup>1</sup> M. v. DAVIDOFF, Über freie Kernbildung in Zellen. Ein Vortrag, gehalten in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München am 22. Jan. 1887.

Siredon sollen nämlich Zellkerne aus Dotterplättchen hervorgehen, und Kerne unter Umständen zu vollständigen Zellen sich umbilden. Neben diesen wundersamen Dingen lesen wir unter Anderem auch, dass die Dotterplättchen als diejenigen Formbestandtheile der Thiereier anzusprechen seien, welche im Sinne DARWIN's die specifischen Charaktere des Mutterorganismus in vereinfachter, gewissermaßen latenter Form auf das Eiprotoplasma übertragen. Ich gehe auf diese Dinge nicht näher ein; denn wo sollte man anfangen, Einspruch zu erheben, wo die gangbarsten Anschauungen über die Bedeutung der Bestandtheile der Eizelle, ohne durch Beweise zu widerlegen, missachtet werden. Denn das ist doch wohl sicher jetzt eine gangbare Anschauung, dass die Dotterplättchen Nährmaterial vorstellen, welches das Ei in sich selbst ablagert, um in den ersten Phasen der Entwicklung zum Organismus mit Nährstoff versehen zu sein!

Eine eigenartige andere Bedeutung schrieb BEDDARD<sup>1</sup> (1886) den am Ei der Dipnoi beobachteten Erscheinungen zu. Die Beobachtungen selbst müssen als vortreffliche bezeichnet werden. Sie führen uns Veränderungen der Eizelle vor, welche in fast allen Punkten mit den vorgeführten Thatsachen am Amphibieneie übereinstimmen. Desshalb deuten wir auch die von diesem Forscher beschriebenen und abgebildeten Befunde als verschiedene Stadien der Eirückbildung; während BEDDARD annimmt, dass das Ovar von Lepidosiren zwei Eiarten enthalte, welche nach einem verschiedenen Entwicklungsmodus sich bilden. Ist die eine Art von Eiern einer Zelle gleichwerthig und stellt sich dieselbe dem Amphibieneie an die Seite, so ist die andere Eiart das Produkt einer Verschmelzung von einer Anzahl ursprünglich getrennter Zellen, was auch für Ceratodus in gleicher Weise gelte. Die Dotteransammlung im Eie geht nach BEDDARD so vor sich, dass Zellen des Eiepithels mit Dotterplättchen erfüllt, welches sie aus den Gefäßen der Eipеріpherie entnehmen, in die Eizelle vorrücken, um sich hier aufzulösen, die Dotterplättchen aber dem Eie einzuverleiben. Die diesen Ausführungen zu Grunde liegenden Beobachtungen entsprechen, wie man

<sup>1</sup> F. E. BEDDARD, a) The ovarian ovum of Lepidosiren (Protopterus). Zoologischer Anzeiger. Nr. 225. pag. 373—575. — b) Note on the ovarian ovum in the Dipnoi. Zoolog. Anz. Nr. 236. pag. 635—637. — Observations of the ovarian ovum of Lepidosiren (Protopt.). Proceedings of the Zoological Society of London. May 4. 1886. pag. 272—292. Plate XXVIII—XXIX. — c) Observations on the Development and Structure of the Ovum in the Dipnoi. Proceedings of the Zoological Society of London. December 7. 1886. pag. 505—527. Plate LII—LIV.



leicht erkennen wird, den unserigen. Unsere Interpretation der Thatsachen indessen ging dahin, die gewucherten, mit Dotterplättchen sich füllenden, das Ei durchsetzenden und in ihm sich auflösenden Zellen des Eiepithels als Faktoren anzusehen, welche die abgestorbene Eizelle vernichten. Für fast alle wichtigen Stadien der Rückbildung des Amphibieneies hätten wir an Ort und Stelle kongruente vom Eie der Dipnoer aus BEDDARD's Abhandlung anführen können. Und so dient uns letztere auch als ein wichtiger Beleg für die weitere Verbreitung des Eirückbildungsprocesses in der Reihe der Wirbelthiere. Wie konsequent sich BEDDARD in der dem Thatbestande gerade entgegenstehenden Deutung verhält, geht auch daraus hervor, dass er in älteren Entwicklungsstadien der einen Eiart Keimbläschen und doppelt kontourirte Dotterhaut glaubt wahrnehmen zu müssen, während er an den jüngeren Stadien das Keimbläschen vermisste. Diese jüngeren Stadien sind eben weiter vorgeschrittene degenerirte Eier, die des Keimbläschens verlustig gingen. Ein tieferer Einblick in den Degenerationsprocess der Eier ist aus BEDDARD's Schriften nicht zu gewinnen.

Noch eine andere der vielen denkbaren Erklärungen für die mit Zellen erfüllten Eier fand ihre Vertretung. So erklärt HEAPE<sup>1</sup> z. B., da er im Eie des Maulwurfs niemals Zellen hatte wahrnehmen können, die von LINDGREN, SEHLEN und H. VIRCHOW beobachteten Befunde als abnorme (l. c. pag. 170). PFLÜGER indessen hatte bereits den Process der Eirückbildung als einen normalen physiologischen bezeichnet, der sich also auch an normalen, allerdings abgestorbenen Eizellen abspielt. Den schlagendsten Beweis, dass normale aber abgestorbene Eier mit Zellen erfüllt sein können, bilden neben anderen auch unsere und FLEMMING's Beobachtungen. Nur in so fern können die Eier mit Zellen als abnorme gelten, als sie absterbend oder abgestorben von normalen lebenden sich unterscheiden. an ihnen hingegen kein abnormer Gang der Entwicklung oder der Reifung wahrzunehmen ist, was jener Autor aber wohl hat ausdrücken wollen.

BALBIANI's (Leçons sur la génération des Vértébrés) Annahme, dass der Dotterkern im Säugethiereie von einer Zelle der Membrana granulosa herstamme, mag einen thatsächlichen Hintergrund besitzen.

---

<sup>1</sup> WALTER HEAPE, The development of the Mole (*Talpa Europea*), the Ovarian Ovum and Segmentation of the Ovum. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. 26. New Series. pag. 157—174. Plate XI.

Die Beobachtungen selbst hingegen mögen in das Kapitel fallen, welches die nach dem Absterben der Eizelle eintretende Wucherung des Eiepithels behandelt.

Es bleibt uns die Aufgabe übrig, einiger Autoren zu gedenken, welche im Anschlusse an REINHARD (1847) und an PFLÜGER (1863) ihre eigenen, unser Thema streifenden Untersuchungen am Eierstocke von Wirbelthieren in richtiger Weise erklärten und dadurch ein werthvolles Material zum Aufbaue der Lehre vom periodischen, physiologischen Degenerationsproesse an den Produkten eines wichtigen Organs lieferten.

G. R. WAGNER<sup>1</sup> trat 1879 gegen LINDGREN's Ansicht auf; er beobachtete eine große Anzahl zu Grunde gehender Eier bei Säugethieren (pag. 188). Den Zerstörungsprocess nahm WAGNER an Eiern von der ersten Entwicklung bis zur vollständigen Ausbildung wahr. Die vorhandenen Granulosazellen, welche durch die Zona pellucida eindringen, werden den allem Anscheine nach oft noch normalen Eizellen verderblich. An sicher regenerirenden Eizellen jedoch treten Veränderung der Form auf; die sphärische Gestalt wechselt mit einer ovoiden. Das Oolemma kann sich erhalten, aber auch verschwinden. Der Keimfleck ist an Rückbildungseiern nicht mehr vorhanden.

v. BRUNN<sup>2</sup> bestätigte im vollen Maße die Angaben älterer Autoren und des vorher Genannten, indem er beim Hunde Eizellen durch eindringende Zellen sich rückbilden sah. Ob die Immigranten als Granulosazellen oder Leukocyten zu deuten sind, blieb unerwiesen. Nachdem sich die eingewanderten Zellen endothelartig zwischen dem Oolemma (Zona radiata) und dem Dotter einnisteten, sieht man den letzteren schwinden, an dessen Stelle dann die Eindringlinge treten. Gleichzeitig mit dem Verschwinden des Dotters fällt die Zona zusammen. Diese kann vor der Einwanderung der Zellen durch sie bis auf unbedeutende Reste verschwunden sein; sie kann sich aber auch bis zur vollständigen Auflösung des Dotters als zusammengefaltete Membran erhalten. (Nach meinen Erfahrungen erhält sich das Oolemma jedes Mal am längsten beim Säugethiere, und zwar in fast gleicher Stärke wie im Stadium des Eitodes, so dass ich die Rückbildungseier mit zarter Zona pellucida als nicht

<sup>1</sup> G. R. WAGNER, Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1879. pag. 175—200. Taf. VII—VIII.

<sup>2</sup> A. v. BRUNN, Zur Kenntnis der physiologischen Rückbildung der Eierstockseier. Göttinger gelehrte Anzeigen. 1880. pag. 155—156.

angereifte erachten möchte. Ich kenne indessen die Schwierigkeit, diese Annahme streng zu erweisen.)

v. BRUNN<sup>1</sup> (1882) beschreibt in eingehendster Weise die vorzüglich beim Sperlinge beobachteten Rückbildungsprocesse der nicht ausgestoßenen Eierstockseier. Auf die Übereinstimmung der Follikelrückbildung der Vögel mit derjenigen bei den Säugethieren werden wir aufmerksam gemacht; auf die volle Übereinstimmung mit dem hier von den Amphibien Beschriebenen deuten uns v. BRUNN's Abbildungen und Beschreibungen hin. Die Schilderung der verschiedenen Phasen, wie die der Wucherung und die aus ihr hervorgehende Mehrschichtigkeit des Eiepithels, des allmählichen Zugrundegehens des Epithels, des Eindringens von mit dem Zerlegen des Dotters betrauten weißen Blutkörperchen in das Ei erinnert uns ganz an die vom Amphibieneie geschilderten Zustände. Auch mit den letzten Stadien der Eirückbildung macht uns v. BRUNN vertraut. Nach ihm verwandeln sich die eingewanderten Zellen zu Bindegewebe, welches sich mit der Follikelwand derart vereinigt, dass die Stelle des Follikels nur noch durch eine dichtere, kernreichere Bindegewebsmembran angedeutet bleibt. Trotz mancher verbesserungsfähigen Einzelheiten der Schilderung hat die Abhandlung v. BRUNN's als maßgebend zu gelten; führt sie uns doch den ganzen Process der Eirückbildung auch in einer anderen Abtheilung als bei den Säugethieren vor. Über die Zeit der Eirückbildung beim Sperlinge giebt der Autor an, dass dieselbe während der ganzen Thätigkeit der Keimorgane, aber auch vor- und nachher, bei älteren Thieren von Anfang März bis Mitte November, am energischsten während der Eiablage und während der Brut- und Pflegezeit stattfindet.

Mit voller Entschiedenheit nahm auch SCHULIN<sup>2</sup> (1881) den von PFLÜGER behaupteten Stand und in anderen Fragen einen modernen Standpunkt ein. Er weist die Ansicht der Entwicklung der Dotterelemente aus Granulosazellen (HIS, LINDGREN) zurück, unter Anderem deshalb, weil LINDGREN die Granulosazellen in großen Eiern beobachtete, während Dotterelemente bereits in kleineren Eizellen angetroffen werden. Nach SCHULIN werden von den letzteren die Dotterelemente wahrscheinlich selbst gebildet. Auf der Fig. 22 bildet

<sup>1</sup> A. v. BRUNN, Die Rückbildung nicht ausgestoßener Eierstockseier bei den Vögeln. Beiträge zur Anatomie und Embryologie als Festgabe für JAKOB HENLE. Bonn 1882. pag. 1—8. Taf. 1.

<sup>2</sup> K. SCHULIN, Zur Morphologie des Ovariums. Archiv für mikr. Anat. Bd. XIX. 1881. pag. 442—512. Taf. XXII—XXIV.

der Autor ein Säugethierei im Stadium der Rückbildung ab, dessen Keimbläschen nur noch eine homogene elliptische Scholle ist. Auf der Fig. 23 finden wir ein Ei ohne Dotter, mit abgeplatteter Zona, welche von vielen Nagelzellen durchbohrt und mit Granulosazellen im Inneren versehen ist. SCHULIN bestätigt auch die schon von WALDEYER (Eierstock und Ei. Leipzig 1870) gemachte Beobachtung, dass die Zona sich lange zu erhalten vermag, fand beim Kaninchen ganze Ballen von Zonae als Reste rückgebildeter Eier (Fig. 24a), Ähnliches beim dreijährigen Mädchen (Fig. 14b) und konnte selbst an Follikeln mit mehreren Eiern bisweilen degenerirte neben gut entwickelten wahrnehmen.

WALDEYER<sup>1</sup> erklärte 1883 den Versuch LINDGREN's, die einwandernden Zellen am Säugethierei als Nebenkeime zu deuten, für verfehlt. SEHLEN (1882, l. c.) und BONNET (1884, l. c.) beobachteten bei Säugethieren Rückbildungen von Eiern und deuteten dieselben als solche. Die mit einer gewissen Reserve ausgesprochene Ansicht, dass die in das Ovulum eingedrungenen Zellen auch zur Ernährung dieser hätten dienen können, fand oben Erwähnung. Dass, wie SEHLEN behauptet, die zu gewissen Zeiten in der Zona pellucida auftretenden, mit Fortsätzen der Granulosazellen erfüllten Porenkanäle fähig sind, Spermatozoen aufzunehmen, kann, sobald die letzteren bis zum Eie vorzudringen vermögen, zugestanden werden. Völlig können wir indessen jenem Autor nur darin zustimmen, dass, sobald der Austritt des Eies aus dem Follikel nicht zu Stande kommt, Granulosazellen in das Innere des Eies eindringen, um hier eine regressive Metamorphose nach PFLÜGER und WAGENER zu bewirken, die mit der Lösung und Aufzehrung des Eies endigt. Mehrere Eizellen, an denen v. SEHLEN Porenkanäle im Oolemma beschrieb, dürfen, wie ich glaube, nur als abgestorbene beurtheilt werden: denn an ihnen wurde das Keimbläschen nicht mehr wahrgenommen. Die aus der Darstellung sich ableitende Thatsache, dass gerade an einem solchen Eichen eine größere Zahl doppelt kontourirter, breiterer Kanälchen in der Zona gefunden wurden, erweckt die sich schon früher uns aufdrängende Meinung, dass hier abnorme Zustände des Oolemmas vorliegen, wie sie sich als Folgeerscheinungen der degenerativen Metamorphose der Eizelle einstellen mögen. Nach dem Ausbildungsgrade der sicher normal präformirten Porenkanälchen

---

<sup>1</sup> W. WALDEYER, Archiblast und Parablast. Archiv für mikr. Anatomie Bd. XXII. pag. 1—77. 1 Holzschnitt.

in der Zona wird es aber stets schwer sein, zu unterscheiden, ob normale oder absterbende Eier uns vorliegen, und so mögen sich denn unter den vielen von v. SEHLEN mit Oolemmakanälchen beschriebenen Befunden auch normale Gebilde vorfinden. Wo indessen Granulosezellen bis zur Dotteroberfläche vordrangen, dürften wohl immer degenerierende Eizellen beobachtet sein.

Es kann in Hinsicht auf die mannigfaltigen Beobachtungen über die Rückbildung von Ovarialeiern bei Wirbelthieren keinem Zweifel unterliegen, dass der Vorgang ein weit verbreiteter ist. Verwerthet man aber auch andere in der Litteratur sich findende Befunde, welche bei etwaiger Beurtheilung auf den Degenerationsprocess bezogen werden müssen, so stellt sich schon jetzt heraus, dass derselbe für alle Wirbelthierabtheilungen Geltung hat. Wenn zum Schlusse hier noch der Versuch gemacht wird, eine kurze diesbezügliche Zusammenstellung zu geben, so lassen wir uns bei dem Heranziehen der anders gedeuteten Beobachtungen Anderer von der Überzeugung leiten, dass sich die Anfangsstadien der Eirückbildung sicher durch den Inhalt des Eies mit eingewanderten Zellen verrathen. Bei der Beurtheilung weiter vorgeschrittener Stadien leisten uns, so meine ich, die Beobachtungen am Amphibienei Gewähr.

1) Fische. Knochenfische. Die Beobachtungen von HIS über intravitelline Zellen im Ei vom Salm (l. c. pag. 29 und Fig. 25 der Taf. IV) können im Vergleich mit anderen, sicher erkannten Zuständen, auf die Rückbildung der betreffenden Eier bezogen werden. RANSOM fand bei *Gasterosteus* Ähnliches wie HIS beim Salm. Auch EIMER hat Ähnliches an Eiern von Knochenfischen beobachten können (Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. VIII).

Dipnoi. Die in den Arbeiten von BEDDARD niedergelegten Untersuchungen sind ein sprechendes Beispiel für die Rückbildung von Eiern bei *Lepidosiren* und *Ceratodus*.

2) Amphibien. Außer den von mir dargestellten Thatfachen, welche zum Ausgangspunkt des ganzen Aufsatzes dienen, finde ich nur spärliche Anzeichen wahrgenommener Eirückbildungsstadien. Eine Beschreibung vom Dotterepithel einiger Eier von *Rana fusca* bei O. SCHULTZE (l. c. pag. 181 Taf. XI Fig. G) deute ich in diesem Sinne. Am Follikelepithel sah SCHULTZE eine Menge zarter blasser Zellen, ohne erkennbare Membran, aber mit vielen zierlichen spitzen Fortsätzen, welche anastomosirend ganze Netze entstehen ließen. An

Wintereiern war dieser Zustand noch deutlicher erkennbar. Hier enthielten Zellkörper und Fortsätze oft stark lichtbrechende Körnchen, die ganz den kleinsten Dotterkörnchen glichen. Durch die betreffende Wahrnehmung wurde SCHULTZE an His' Beobachtungen beim Salmei erinnert, während wir den Befund mit den beim Salamander beobachteten Zuständen direkt vergleichen dürfen. Das Ei von *Rana fusca* würde einem Rückbildungsstadium entsprochen haben, in welchem das Follikel-epithel gewuchert und bereits mit Dotterelementen erfüllt war.

Für die urodelen Amphibien ist der Rückbildungsprocess der Eier sicher nachgewiesen; für die Anuren bestehen Angaben, die wahrscheinlich auf einen solchen beziehbar sind.

3) Reptilien. An Eiern von Schildkröten, Eidechsen und Schlangen fand ich verschiedene Stadien, welche in Übereinstimmung mit solchen der Rückbildung am Amphibienei sich erkennen ließen und dadurch auch für diese Abtheilung den gewünschten Nachweis liefern. EIMER (M. SCHULTZE's Archiv Bd. VIII) beobachtete bei der Ringelnatter und der glatten Natter, dass Zellen des Follikel-epithels in kurzen Abständen von einander durch die Zona eindrangen und zwar mit Fortsätzen, welche stumpf im Einhalt endigten. Diese Zustände, welche LINDGREN seiner Zeit für sich verworthe, sind vielleicht auf Anfangszustände der Eirückbildung zu beziehen.

4) Vögel. Die maßgebenden Forschungen von v. BRUNN am Spatzenei erhoben es zur Thatsache, dass in dieser Wirbelthierklasse Eirückbildungen in periodischer Wiederkehr bestehen. Auch ich habe ein reiches Beobachtungsmaterial über die Eidegeneration vom Sperling und von der Goldammer aufzuweisen. Außerdem ist mehrfach die Anwesenheit von Kernen oder Zellen im Vogelei konstatirt worden, deren Anwesenheit die Rückbildung des Eies dokumentirt.

5) Bei den Säugethieren ist der Rückbildungsprocess der Eizellen überhaupt zuerst klar erwiesen worden. Mit der Lehre von demselben ist der Name PFLÜGER's innigst verknüpft. Es giebt nur wenige Abtheilungen in dieser Wirbelthierklasse, über welche noch keinerlei diesbezügliche Beobachtungen vorliegen. Die gekannten, denen ich noch einige hinzufügen kann, deuten auf eine große Übereinstimmung des Rückbildungsprocesses der Eizelle hin. Gemäß dem verschiedenen Baue des Eifollikels der Säugethiere und der anderen Wirbelthiere besteht in dem Process der Degeneration des ganzen Follikels eine nicht unwesentliche Differenz, die aber, wie ich glaube, keine fundamentale ist, aber von sich aus Licht über die Morpho-

logie des GRAAF'schen Follikels zu verbreiten im Stande ist. Eine Zusammenfassung aller dieser Punkte gedenke ich demnächst zu geben.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XVIII—XXI.

Die Fig. 1—83 beziehen sich auf degenerierende Eier von *Siredon pisciformis*, die Fig. 84—100 auf solche von *Salamandra maculosa*.

#### *Siredon pisciformis*.

- Fig. 1—7. Darstellung verschiedener Stadien sich rückbildender Eier in Durchschnitten. Ei *A* und *B* zeigen periphere Blutgefäße und ein mehrschichtiges Eiepithel, welche den von Zellen durchsetzten Dotter umschließen. — Ei *C* und *D* sind unregelmäßig kontourirt, im Inneren mit Dotterballen, Pigment und Zellen versehen. — Im Ei *E*, *F*, *G*, *H* der Fig. 1 und 5 sind bis auf geringe Mengen von blau gefärbtem Dotter im Ei *F* hauptsächlich die Pigmentschollen erhalten. — Im Ei *K* der Fig. 6 deuten Dotterreste auf die Einatur hin, im Ei *I*, *L* der Fig. 6, im Ei *M* der Fig. 7 und im Ei *N* der Fig. 4 zeigen nur noch die Pigmentanhäufungen den ursprünglichen Sitz gereifter und nun degenerirter Eier an.
- Fig. 8. Unregelmäßige Dotteroberfläche des Eies *A* nach Entfernung des Eiepithels. Man erkennt die lakunären, von den Zellen des Eiepithels angelegten Räume.
- Fig. 9. Zwei Schnitte durch die Eioberfläche, mit Zellen in den Eihüllen, deren einige eine direkte Kerntheilung zeigen.
- Fig. 10 (1—7). Sieben verschiedene Schnitte durch das wuchernde, mit Pigment und Dotterplättchen sich füllende Eiepithel des Eies *A* (Fig. 1).
- Fig. 11. Schnitt durch das hohe, Pigment und Dotter haltende Eiepithel, deren tiefe Zelllagen sich abspalten, um in sphärischer Gestalt in den Dotter einzudringen. Bei *m* befinden sich einige helle, kernlose Elemente.
- Fig. 12—14. Verschiedene Zustände des Eiepithels und der nach außen von ihm befindlichen Eihüllen.
- Fig. 15—16. Zwei Schnitte von verschiedenen Stadien der in das Eiinnere einwandernden Zellen des Eiepithels.
- Fig. 17. Darstellung einer in den Dotter eindringenden kleineren, mit mehreren Kernen versehenen Zelle.
- Fig. 18. Lebhaftes Kerntheilung der Zellen der mittleren Eihülle, welche einen Pigmenthaufen enthält, der als Rest eines rückgebildeten Eies zu deuten ist.
- Fig. 19. Kerntheilung und andersartige Kernmetamorphosen in den hohen Zellen des Eiepithels.

- Fig. 20—23. Schnitte durch das Eiepithel, an denen das Eindringen von Blutkörperchen durch das Eiepithel bis in den Dotter erkennbar ist.
- Fig. 24. Oberflächliche Zelle des Eiepithels mit Pigment, normalem Kern und den Produkten eines zerfallenen Kernes.
- Fig. 25 (I—VIII). Serienschnitte durch die in die Tiefe eindringenden Blutgefäße *a* und *b* aus der Eioberfläche. Allenthalben erkennt man Abspaltungen von Blutzellen.
- Fig. 26. Pigmentscholle in der mittleren Eihülle.
- Fig. 27. Zellen der mittleren Hülle mit großen Kernen, in deren Innerem Netze bildende Chromatinbälle enthalten sind.
- Fig. 28—33. Schnitte durch das Eiepithel. Blutkörperchen mit Kernteilung und in verschiedenen Phasen des Eindringens ins Eiinnere.
- Fig. 34. Schnitt durch ein Gefäß aus der Oberfläche des Eies *B*. Die Gefäßschlinge *x* buchtet sich in eine mit Pigment und Dotter erfüllte hohe Epithelzelle ein und verdrängte deren Kern bis an die Zellmembran.
- Fig. 35—52. Die verschiedensten Zustände der Veränderungen von in den Eidotter eingedrungenen Blutkörperchen. Die Veränderungen bestehen 1) in Aufnahme von Dotterplättchen, die im Inneren der Zellen konfluieren, 2) im Auflösen und vollständigen Verschwinden des Leibes der Zellen, so dass nur noch die Kerne übrig bleiben (Fig. 49), und 3) im Zerfall und im Auflösen der Kerne der Blutzellen.
- Fig. 53—75. Ähnliche Veränderungen von Aufnahme und Zerlegen von Dotterplättchen durch die in das Innere des Dotters eingedrungenen Zellen des Eiepithels. Veränderungen am Zellleibe dieser Eindringlinge endigen mit völligem Schwinden desselben (z. B. Fig. 69 und 75 rechts); Veränderungen am Kerne endigen mit dessen Zerfall in kleinste Chromatinkugeln, welche zerstreut im Zellterritorium eine Zeit lang noch nachweisbar bleiben (Fig. 74 etc.), später aber ganz verschwinden (z. B. Fig. 73 und 75 rechts). Verlor eine Zelle sowohl ihre Kontouren als auch ihren Kern, so vermag man ihre Anwesenheit zuweilen noch durch die restirenden Pigmenthaufen nachzuweisen (Fig. 75 rechts).
- Fig. 76—80. Darstellungen von der Art des Zusammenfließens von Dotterplättchen zu größeren unregelmäßigen Ballen in Zellen aus dem Eiepithelverbände und aus dem Eiinneren.
- Fig. 81. Schnitt durch ein auf Fig. 1 bei schwacher Vergrößerung dargestelltes Ei *H*. Man erkennt hier die immer noch an Zellen gebundenen mächtigen Anhäufungen von körnigem Pigment. Außer den pigmenttragenden Elementen kommen im Inneren kleinere, indifferentere vor, welche sich aber allmählich von Neuem der Pigmentkörnchen bemächtigen (*a—d*).
- Fig. 82—83. Darstellung eines Stückes der Oberfläche des Eies *C* (Fig. 3) bei stärkerer Vergrößerung und einer großen Anzahl von Zuständen direkter Kernteilungen an den Zellen aus dem Inneren desselben Eies und von Objekten aus ähnlichen Rückbildungsstadien.

*Salamandra maculosa*.

- Fig. 84—91. Durchschnitte durch die Hüllen verschieden großer, reifender Ovarialeier. Es sind die sich entwickelnden Eihüllen dargestellt



- worden, welche sich allmählich auf drei vervollständigen. Man erkennt auf Fig. 90 und 91 die das Ei unmittelbar umgebende Zelllage, das Eiepithel, nach außen von ihm die mittlere Eihülle, bestehend aus vereinzelter Zellen und aus faserigen Elementen zwischen diesen, zu äußerst ein plattes Epithel, das dem die Ovarialkammer abschließenden Epithel entstammt.
- Fig. 92. Durchschnitt durch die Eihüllen eines abgestorbenen gereiften Ovarialeies. Es sind eine starke Wucherung in der mittleren Eihülle und die Erhebung der Zellen im Eiepithel erkennbar. Der Dotter ist von Zellen durchsetzt. (Das Keimbläschen des betreffenden Eies war bereits verschwunden.)
- Fig. 93. Schnitt durch ein der Rückbildung anheimgefallenes Ovarialei. In ihm fehlen jegliche Spuren von Dotterplättchen. Im Inneren ist das runde, von einer helleren Dotterzone umgebene Keimbläschen erhalten. Spärlich zerstreute Zellen dringen in das Ei ein. An allen Stellen der Eiperipherie erkennt man Blutgefäße. An verschiedenen Stellen ist das Eiepithel gewuchert, während an anderen Orten platte Zellen in einer Lage erhalten sind. Das Eiepithel ist von den verschiedenen Stellen auf den
- Fig. 94—97 bei starker Vergrößerung dargestellt. In Fig. 95 erkennt man Kernteilung von Epithelzellen, in Fig. 94 das sich vermehrende und an Höhe zunehmende Eiepithel; dasselbe ist in noch höherem Maßstabe auf Fig. 97 ausgesprochen, wo man auch ein lebhaftes Eindringen von Elementen in den Dotter wahrnimmt.
- Auf der Fig. 96 ist die indirekte Kernteilung der Zellen der mittleren Eihülle erkennbar, auf Fig. 97 die Zunahme der Elemente dieser Zone und die nähere Berührung der Elemente des Eiepithels und der mittleren Hülle. Auf
- Fig. 98 erkennt man in *a* und *b* je ein Stückchen der Oberfläche des Keimbläschens der Fig. 93 bei starker Vergrößerung. Die Membran (*M*) umschließt äußerst fein granuliertes Material, an dessen Peripherie kleine, durch Karmin roth gefärbte Bläschen vorkommen; diese nehmen gegen eine Stelle der Oberfläche des Keimbläschens an Größe zu und, unregelmäßige Formen zeigend, nahmen sie allmählich durch Bleu de Lion eine blaue Färbung an. Zwischen diesen Ballen (*Sch.n.b*) erkennt man ein Netz feiner Chromatinfäden mit größeren Knotenpunkten.
- Fig. 98. Schnitt durch ein abgestorbenes Ovarialei ohne Keimbläschen. Das Eiepithel ist zu einer zweischichtigen Lage geworden. Das Eiinnere ist erfüllt von unregelmäßigen Haufen von Dotterplättchen, welche die Peripherie des Eies innehalten und reichliche Mengen von eingedrungenen Zellen bergen. Der übrige Inhalt besteht aus einer feinen netzförmig angeordneten Masse.
- Fig. 99—100 stellen zwei verschieden große rückgebildete Eier dar, welche mit Resten von Dottermassen erfüllt sind, die ihrerseits hellere, erweichte und dunklere festere Zonen erkennen lassen, an deren erstere reichliche Zellen gebunden sind. Nach außen vom Dotterkerne blieb die mittlere Eihülle erkennbar, eben so das abschließende Plattenepithel.

# Über den epithelialen Theil der sog. Blutdrüsen in der Schwimmblase des Hechtes (*Esox lucius*).

Von

**Dr. Alexander Coggi,**

Assistent am zoolog. Institut der Universität Bologna.

---

Mit Tafel XXII.

---

In der Schwimmblase des Hechtes lassen sich nach Ursprung und Anordnung ihrer Blutgefäße zwei Abtheilungen unterscheiden. Im hinteren Theil, welcher gewöhnlich  $1\frac{1}{2}$ — $1\frac{3}{4}$  cm hinter der Mündung des Luftganges anfängt, verzweigen sich die Blutgefäße stern- oder baumförmig von mehreren Punkten ausstrahlend zwischen den Wandungen der Blase. Im vorderen Theil verlaufen sie fächerförmig von einem einzigen Centrum aus, welches der Mündung des Luftganges entspricht, und verbreiten sich nach hinten bis zur Grenze der anderen Abtheilung. Ferner bezieht der hintere Theil sein Blut aus der Aorta durch segmentale Gefäße, die von den Arteriae intercostales entspringen, und ergießt es wiederum in die Cardinalvenen. Der vordere Theil erhält von der Arteria coeliaca einen Ast, welcher in der Nähe der Luftgangmündung zwischen die Häute der Blase eindringt und sich daselbst in vier Zweige theilt; indem sich diese wiederum in feinere Zweiglein theilen, bilden sie eben so viele Fächer von Blutgefäßen; das venöse Blut verfolgt in umgekehrter Richtung einen gleichen Weg und ergießt sich in das Pfortadersystem.

Diese Abgrenzung zweier Abschnitte der Hechtblase, welche sich durch die Vertheilung ihrer Gefäße und, wie weiter gezeigt werden soll, durch den Bau ihrer Wandung unterscheiden lassen,

verdanken wir der kürzlich erschienenen Arbeit von H. K. CORNING<sup>1</sup>; sie scheint früher von Niemand bemerkt worden zu sein und wurde jedenfalls früher nicht so genau und ausführlich beschrieben. Als JOHANNES MÜLLER<sup>2</sup> für die Wundernetze der Schwimmblase die bekannten vier Typen aufstellte, berücksichtigte er beim Hecht nur die Gefäßfächer des hinteren Theiles und rechnete sie seinem zweiten Typus zu. Als ich vor zwei Jahren das verschiedenartige Verhalten des Schwimmblasenepithels der Knochenfische zu den Wundernetzen untersuchte<sup>3</sup>, sah ich beim Hecht nicht mehr, als was bereits J. MÜLLER beschrieben hatte. Da ich nicht bemerkte, dass der vordere Abschnitt der Schwimmblase sich in der feineren Struktur und der Gefäßvertheilung vom hinteren unterscheidet, so dehnte ich die Wahrnehmung, dass das Epithel des hinteren Theiles über die Wundernetze unverändert hinzieht, irrthümlich ohne Weiteres auf die ganze Schwimmblase aus.

Es ist also CORNING's Verdienst, nachgewiesen zu haben, dass in der Schwimmblase des Hechtes zwei Arten rother Körper bestehen. Im hinteren Abschnitt sieht man Wundernetze, welche dem 2. Typus MÜLLER's entsprechen: die Verästelung der Blutgefäße geschieht unmittelbar unter dem einfachen Blasenepithel, ohne dass letzteres irgend welche Veränderung zu erleiden hätte. Im vorderen Abschnitt findet statt, was DE LA ROCHE für die *Physostomi abdominales* im Allgemeinen kaum andeutete und ich für *Scopelus* und *Gonostoma* nachwies: nämlich die Anwesenheit von rothen Körpern des 3. Typus MÜLLER's im vorderen Theil der Blase in der Nähe der Öffnung des Luftganges. In den rothen Körpern des 3. Typus lassen sich in der Regel ein arterielles und venöses Wundernetz und eine mehr oder weniger ausgedehnte Scheibe von stark gefäßhaltigem, geschichtetem Pflasterepithel scharf unterscheiden. Diese Epithelscheibe bildet mit dem arteriellen und venösen Wundernetz den sogenannten »rothen Körper« oder die »Blutdrüse«. Der epitheliale Theil derselben (oder manchmal das ganze Organ) wird von deutschen Autoren als »zelliger Saum« bezeichnet; ich habe ihn »Epithelkörper« genannt.

Beim Hecht bildet, wie oben bemerkt wurde, jeder der vier Äste der Blasenarterie einen Gefäßfächer mit sekundären Gefäßbün-

<sup>1</sup> Beiträge zur Kenntniss der Wundernetzbildungen in den Schwimmblasen der Teleostier. *Morph. Jahrb.* Bd. XIV. pag. 1—53 (Juli 1888).

<sup>2</sup> Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. *Abhandl. Akad. Berlin.* 1839.

<sup>3</sup> COGGI, *Intorno ai corpi rossi della vescica natatoria di alcuni Teleostei.* *Mittheil. Zool. Station Neapel.* Bd. VII. pag. 381 (September 1887).

deln; dem entsprechend theilt sich der Epithelkörper in vier gegen ihre Grenzen dünner erscheinende Lappen, was am besten bei Betrachtung der Blasenwand im durchfallenden Lichte sichtbar wird. Was nun die Beziehungen dieses Epithelkörpers zum inneren Epithel der Blasenwand angeht, so weicht die Schilderung CORNING's bedeutend von den Resultaten meiner früheren Arbeit über die Physoclysti und einige Physostomi, sowie meiner hier mitzutheilenden neueren Untersuchungen über die Schwimmblase des Hechtes ab.

Auf Querschnitten durch die Blasenwand unterscheidet CORNING von außen nach innen folgende Schichten: 1) eine fibröse Schicht von straffem Bindegewebe; 2) eine Schicht lockeren Bindegewebes; 3) eine als Gefäßschicht bezeichnete Lage, bestehend aus einer Schicht cirkulärer glatter Muskelfasern und aus einem einfachen Plattenepithel, welches die Blashöhle abgrenzt. In einem Feld, das dem vorderen rothen Körper entspricht, ist diese Struktur folgenderweise modificirt: im lockeren Bindegewebe verlaufen die Arterien und Venen des Wundernetzes, gestützt durch ein Gerüst von glatten Muskelfasern; nach innen folgt der »zellige Saum«, gebildet von 8—10 Lagen großer Zellen, welche gegen das hintere Ende des rothen Körpers hin allmählich zu einer einzigen Lage reducirt werden, die wiederum plötzlich aufhört. Diese zellige Schicht wird dann nach innen von derselben Gefäßschicht wie die übrige Innenfläche der Blase überzogen. Aus dieser Schilderung des Baues der Blasenwände des Hechtes folgert CORNING mit vollem Recht, dass DE LA ROCHE den »zelligen Saum« unrichtig als »renflement de la membrane interne« betrachtete, eine Meinung, »deren Unrichtigkeit JOH. MÜLLER nachgewiesen hat«. Er fügt dann hinzu: »vielmehr liegt, wie JOH. MÜLLER richtig bemerkt, die innerste Plattenepithelhaut über den Blutdrüsen«.

Schnitte, welche aus bestimmten Stellen der Schwimmblasenhaut gefertigt worden sind, beweisen, dass letzterer Satz unrichtig ist; ich verweise auf die drei beigegefügtten Figuren. In Fig. 1 sind die Schichten, aus welchen der vordere Theil der Schwimmblase besteht, im Längsschnitt dargestellt. Im unteren Theil der Figur erscheinen sie gerade in derselben Ordnung, wie sie CORNING beschreibt: in *a* die äußere fibröse Haut; in *b* die mittlere Schicht aus lockerem Bindegewebe, mit vielen durch die Behandlung der Präparate verursachten Spalträumen und mit den Gefäßen des Wundernetzes (*r m*); in *c* die zellige Schicht; in *d* die Muskelschicht; in *e* das einschichtige Pflasterepithel. Gegen die Mitte der Figur ändern sich die Be-

ziehungen der einzelnen Theile schon etwas, indem die Muskelschicht allmählich nach außen abweicht und sich in die zellige Schicht (den sog. zelligen Saum) hineinschiebt, um sich endlich in ihrer Mitte zu verlieren. Es folgt nun eine Strecke des Schnittes, auf welcher die beiden unveränderten Bindegewebsschichten vom Lumen der Blase nur noch durch eine dicke, mehrschichtige, äußerst gefäßreiche Epithellage getrennt sind (in der Abbildung sind nur wenige Gefäße dargestellt); diese Lage bildet die Summe der in einander direkt übergehenden zelligen Schicht und Plattenepithels. Weiter nach vorn entsteht so zu sagen die Muskelschicht von Neuem mitten in dem Epithelkörper und nähert sich dann nach und nach der inneren Oberfläche, von der sie endlich wieder nur durch ein einfaches Plattenepithel getrennt bleibt. — Die Lücke in der Muskelschicht, welche dem abgebildeten Präparat entspricht, findet sich in der ventralen Wand der Blase, 6—7 mm von ihrem vorderen Ende.

Auf dünneren Schnitten kann man bei stärkerer Vergrößerung genauer sehen, wie jene Unterbrechung der Muskelschicht stattfinden mag. Auf Fig. 2 ist ein Stück des Epithels mit dem zugehörigen Theil des lockeren Bindegewebes im Längsschnitt abgebildet. Die Zeichnung ist eben so orientirt wie Fig. 1. Die Muskelschicht liegt beinahe in der Mitte der Dicke des Epithels und endigt nicht plötzlich und scharf, sondern etwas unregelmäßig; dies kann bereits auf dem abgebildeten Schnitt erkannt werden, in welchem die Muskelschicht in zwei Schichten getrennt erscheint; es tritt aber noch viel klarer hervor, wenn man Schnitreihen vergleicht. An ihrer äußersten Grenze ist die Muskelschicht etwas dünner und endigt mit wenigen Fasern, welche sich zwischen die Epithelzellen und Blutgefäße verlieren.

Nun frage ich: darf jene Strecke des »zelligen Saumes«, welcher sich in Fig. 1 zwischen beiden \*, oder in Fig. 2 von *x* nach oben ausdehnt, anders denn als Verdickung des Epithels gedeutet werden? Mir scheint keine andere Deutung zulässig. Dasselbe ist noch bestimmter der Fall für das verdickte Epithel, welches nach innen von der Muskelschicht liegt, wo letztere zwar anfängt, sich von der Innenfläche der Blasenwand zu entfernen, aber noch nicht unterbrochen ist; eine solche Stelle ist auf Fig. 3 dargestellt. Dass die Muskelschicht in die Tiefe rückt, hat seinen Grund darin, dass die abgeplatteten Epithelzellen in höhere Zellformen übergehen, welche sich weiter vermehren und auf einander schichten, indem Blutgefäße zwischen sie eindringen. Heißt aber das nicht eine Verdickung des Epithels?

Nehmen wir nun an, die einfache Verdickung des Epithels sei ein erstes Stadium in der Bildung der Blutdrüsen der Hechtschwimmblase; es folge darauf die Unterbrechung der Muskelschicht durch die wuchernde Epithelmasse, welche sich dann unter der Muskelschicht flächenhaft noch weiter ausbreite. Ob die Sache sich wirklich so verhält, was kaum bezweifelt werden kann, wird die Ontogenie lehren, wozu mir aber das Material fehlt. Der Grad jener Ausbreitung der Epithelmasse d. h. des zelligen Saumes unter der Muskelschicht, selbst bis über die Grenze der oberflächlichen Epithelverdickung hinaus, ändert aber an der morphologischen Bedeutung jenes Gebildes überhaupt nichts. Dadurch glaube ich nachgewiesen zu haben, dass der »zellige Saum« der sog. Blutdrüsen in der Schwimmblase des Hechtes wirklich ein mit dem inneren Epithel der Blase zusammenhängendes und von einer Verdickung desselben herführendes Gebilde ist.

---

## Erklärung der Abbildungen.

---

### Tafel XXII.

In allen drei Figuren sind Längsschnitte der Hechtschwimmblase dargestellt. Auf Fig. 1 (35 : 1) ist die ganze Wandung der Schwimmblase abgebildet; auf Fig. 2 (280 : 1) nur der Epithelkörper mit dem zugehörigen Theil des lockeren Bindegewebes; auf Fig. 3 (380 : 1) der Theil des Epithelkörpers, welcher innerhalb der Muskelschicht liegt und die Blasenöhle abgrenzt.

Für alle drei Figuren gültige Bezeichnungen:

- a* äußere fibröse Haut,
  - b* lockeres Bindegewebe mit den Gefäßbündeln *rm*,
  - c* Epithelkörper,
  - d* Muskelschicht,
  - e* einschichtiges Pflasterepithel,
  - v* Gefäße in dem Epithelkörper,
  - \* und *x* Stellen, wo die Muskelschicht endet.
-

# Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden.

Von

**H. R. Davies.**

---

Mit Tafel XXIII—XXVI.

---

Diese Arbeit hat erstens den Zweck, eine eingehendere und exaktere Darstellung von der Entwicklung der Feder zu geben, als das bis jetzt geschehen ist, zweitens den, erschöpfend darzustellen, welche Beziehungen zwischen der Feder und anderen Horngebilden bestehen und welches Licht daraus auf die Phylogenie dieser Gebilde geworfen wird.

Diese Arbeit wurde im anatomischen Institut zu Heidelberg unter der Leitung des Herrn Geheimrath Prof. GEGENBAUR ausgeführt, und ich ergreife an dieser Stelle gern die Gelegenheit, Herrn Prof. GEGENBAUR meinen tiefsten Dank auszusprechen, für den freundlichen Rath und die lebenswürdige Unterstützung, die er mir während der Dauer der Arbeit angedeihen ließ.

Bevor ich meine eigenen Untersuchungen darstelle, gebe ich einen kurzen historischen Überblick über die die Entwicklung der Feder betreffende Litteratur, was um so mehr nöthig ist, als die genauen Beobachtungen früherer Forscher oftmals von den Nachfolgern widersprochen oder übersehen wurden.

## Historischer Überblick.

MALPIGHIIUS und POUPART scheinen die Ersten gewesen zu sein, welche ihr Augenmerk auf die Entwicklung der Feder gerichtet haben. Ihre Beobachtungen wurden im letzten Decennium des 17. Jahrhunderts veröffentlicht.

MALPIGHIIUS<sup>1</sup> unterscheidet die Integumentbildungen der Vögel in »pili, plumae et pennae«. Die Feder (penna) entwickelt sich, wie er beschreibt, in einer »vagina« oder einem »involucrum« unter der Mitwirkung eines »Folliculus«, welcher die »auctivam materiam pennae« versorgt. Die Theile der Feder treten rings um die tiefere Partie des »Folliculus« auf, in dessen Boden das »vas umbilicale« mündet. Nachher vertrocknet der »Folliculus« an seinem oberen Ende und lässt eine Reihe von Häuten »membranas, loculos vacuos« hervorgehen.

Der »Calamus« besteht aus einer knorpeligen Substanz, »qua exterius probabilius tota astula investitur et in exterioribus partibus laciniata plumulas efformat«. Der Autor scheint geglaubt zu haben, dass die »pili« ihren Ursprung in demselben Balg nehmen, wie die »pennae«, und bloß der zuerst gebildete Theil der letzteren sind. Er sagt: »In tenellis igitur avibus columbis et pullis gallinaceis nuper ortis pili sublutei emergunt quasi a folliculo racematim erumpentes.« — »Erumpunt autem evidenter ab apice tubuli, seu vaginae, in quo inchoamentum pennae custoditur.« — »Ulteriori vegetatione, hiant vaginae apice, erumpunt extremitates plumularum cum continuatis pilis.« Zahlreiche Figuren erläutern die verschiedenen Stadien.

POUPART's Beschreibung habe ich nicht gesehen; aber nach dem von CUVIER gegebenen kurzen Auszug zu urtheilen, scheint er nicht so weit gegangen zu sein wie MALPIGHIIUS.

TIEDEMANN<sup>2</sup> (1810) nennt wie MALPIGHIIUS die Dunen Haare, welche, wie er sagt, »bündelweise aus der Haut hervorstehen und in einem Säckchen sitzen, welches den Anfang oder die Scheide der Feder zu enthalten scheint. — Wie die Feder nach und nach wächst, fallen die Haare aus«. Zwischen den Haaren und den erst gebildeten Strahlen der Feder beobachtete er keinen Zusammenhang. Er spricht von der MALPIGHII'schen »vagina« wie von einer Scheide und von dessen »Folliculus« als von einem »gallertartigen Cylinder«. Der »Bart« der Feder wird rings um den Cylinder herum entwickelt und im Inneren der Scheide, dagegen wird die Spule aus der Scheide selbst gebildet, welche »verhärtet« — und so ein Stück mit dem Schaft bildet, dessen Keim er zuvor enthielt«. Das ist unstreitig ein Versehen.

TIEDEMANN, offenbar unter dem Einflusse der damaligen Naturphilosophie, vertrat die Annahme einer vegetabilischen Natur der Feder. So sagt er: »Ferner zeigt sich der große Einfluss des Lichts auf die Vögel in der Bildung ihrer Bedeckungen, der Federn, die vegetabilischer Natur sind und aus der Haut hervorstehen, wie die Pflanzen aus der durch die Sonne beleuchteten Erde. — Endlich zeigt sich die pflanzenartige Natur der Federn auch darin, dass sie wie die meisten Pflanzen eine jährliche Metamorphose durchlaufen, dass sie nämlich jährlich aufkeimen, aufwachsen, verwelken und ausfallen.«

MECKEL<sup>3</sup> (1815) beschrieb die Entwicklung der Dunenfeder als ein Strahlenbüschel innerhalb einer hornigen Scheide und wies nach, dass die Bildung der definitiven Feder vor der Vollendung der Dunen beginnt. Wenn die definitive Feder durch die Haut hervorbricht, bildet die Dune ihre Spitze, fällt aber bald ab.

<sup>1</sup> Opera posthuma. Londini 1697.

<sup>2</sup> TIEDEMANN's Zoologie. Bd. II.

<sup>3</sup> »Über die Federbildung.« Arch. f. Physiologie von REIL & AUTENRIETH. Bd. XII.



Die Entwicklung der definitiven Feder beginnt mit einem Lymphtropfen, welcher am Boden des Hautkanals (d. h. Federfollikels) abgesondert wird. Um diesen Lymphtropfen bildet sich eine Membran. Das so gebildete »Bläschen« erhält Polarität und wächst empor. Die Membran bildet eine »hörnene Scheide«, auf deren Innenfläche eine Schicht von »Kügelchen« bald gebildet wird. Mittels der »polarischen Strömung« und »galvanisch-lebendiger Thätigkeit« werden diese Kügelchen in die zur Bildung der verschiedenen Theile der Feder nöthige Lage gebracht. Die »hörnene Scheide« wächst gleich einer Pflanze von ihrem Boden empor, wobei sie die Theile der Feder in der Reihenfolge, wie sie entstanden, mitnimmt. Endlich berstet die »hörnene Scheide« und die Theile der Feder breiten sich aus.

Die erste Ablage der Kügelchen bildet das, was MECKEL den »schwarzen Fleck« nennt. Dieser »schwarze Fleck« zieht sich nach oben gegen einen Punkt hin und lässt auf diese Weise ein längliches Gebilde auf einer Seite der »hörnenen Scheide« entstehen, welches er als Spina bezeichnet. Längs den Seiten der Spina erscheinen nun zwei schwarze Längsstreifen, welche später von zwei »leichten durchscheinenden Linien« überdeckt werden. Diese zwei Linien oder Leisten sind nur an die Ränder der Spina befestigt; aus ihnen entsteht der Schaft, indem sie einwärts wachsen, an Dicke zunehmen, und endlich »einander von beiden Seiten her berühren und so mit dem Schafte eine geschlossene Höhle bilden, welche man bei ausgewachsenen Federn bis an die Spitze hin verfolgen kann. In der Mitte verwachsen nun beide Leisten, jedoch so, dass immer noch die Spur der ehemaligen Trennung als eine Furche auf der unteren Fläche des Schaftes sichtbar bleibt«. Die Spina ist der obere ausgedehnte Theil des Kiels, an welchem die zwei Leisten des Schaftes befestigt sind. Unten, wo der Kiel »eine geschlossene Höhle« bildet, kann man noch »die spitzen Anfänge der Leisten durch die Substanz des Kiels durchschimmern« sehen.

Endlich »die Sulze stirbt allmählich bis zur vorderen Spitze des Kiels ab und bildet durch ein plastisches Phänomen des erlöschenden Lebens die regelmäßig zellige Gestalt der Seele«. »Ihre Entstehung hat ihren Grund in dem periodischen Typus des Lebens, — die Zellen der Federseele deuten Tagesperioden an.«

MECKEL's Beschreibung zeigt einen entschiedenen Fortschritt in Vergleichung zu der seiner Vorgänger; und wenn auch die Art, in welcher er den Ursprung des Federkeims darstellt, etwas sonderbar erscheint, so ist doch seine Beschreibung von der Bildung des Schaftes sehr genau.

DUTROCHET's (1819) Beschreibung scheint der MALPIGHI'schen sehr ähnlich zu sein. Er nannte den MALPIGHI'schen »Folliculus« »un bulbe«, und setzte fest, dass er sei eine »paille de la peau plus ou moins grossie«, und ferner er sei »revêtu d'un epiderme, qui se desèche et se détache par le contact de l'air; ce qui produit les calottes, qui le surmontent«.

DE BLAINVILLE (1822) versuchte die Ähnlichkeit im Wachsthum der Haare und dem der Federn zu zeigen. Beide, sagt er, enthalten einen »bulbe producteur« und eine »partie produite«.

Was ich von den Auffassungen DUTROCHET's und DE BLAINVILLE's berichtet habe, stammt von FR. CUVIER, welcher dieselben klar legte, um sie dann desto besser angreifen zu können.

FR. CUVIER<sup>1</sup> (1825) ließ die Feder immer in einer »capsule productrice« sich entwickeln, die aus der Spitze einer »papille dermique« »par le fait d'une sorte de creation nouvelle« hervorwächst. Er bestreitet, dass der »bulbe« DUTROCHET's und DE BLAINVILLE's als eine »papille dermique« angesehen werden könne. Seine »capsule productrice« besteht aus einer »gaine (d. h. Scheide)« und einem System von Hüllen, innerhalb deren die Theile der in Entwicklung begriffenen Feder »se depositent comme dans un moule«. Diese Hüllen sind die »Membrane striée externe«, welche die Scheide auskleidet, die »membrane striée interne«, welche den »bulbe« oder die »partie centrale de la capsule« bedeckt und eine Reihe von »Cloisons transverses«, welche die beiden ersteren verbinden und die »barbes« der in der Entwicklung begriffenen Feder von einander trennen. »Le bulbe,« sagt F. CUVIER, »paroit donner directement naissance à toutes les autres parties de ce système, comme à toutes les parties de la plume«. Er beschreibt die Bildung des Schaftes etwa in der »MECKEL'schen« Art und zeigt, wie »dans les plumes à tige tubuleuse la portion antérieure du bulbe est entièrement séparée de la postérieure«, indem der vordere Theil in den Schaft eingeschlossen wird. Die Feder wird durch Absonderung und Ablagerung gebildet. Es ist kaum nöthig zu bemerken, dass die Ansichten DUTROCHET's und DE BLAINVILLE's über die Beschaffenheit des »bulbe« exakter waren.

BURMEISTER<sup>2</sup>, dessen Werk 1840 erschien, sagt nichts von Nestlingdunen, giebt aber eine gute Beschreibung der Entwicklung der definitiven Feder. Er beschreibt eine junge Feder, welche als ein cylindrisches Gebilde vollkommen in einer Hauttasche liegt und am oberen Ende spitz sei. Dieses Gebilde besteht aus zwei in einander gelegenen »Bälgen«. Der äußere ist bloß eine Hülle (Scheide, Vagina, gaine), in der die Feder gebildet wird. Der innere enthält die Matrix, eine gallertartige Flüssigkeit, welche den »Herd« darstellt, in dem der »Bildungsstoff der Feder« aus dem Blute herausgeschafft wird. Der innere entspricht dem MALPIGHI'schen »Folliculus« und dem DUTROCHET'schen »bulbe«. Zwischen den beiden Bälgen befindet sich eine dünne, feinkörnige Schicht. Sie besteht aus dem Bildungsstoff, der von der Matrix bereitet wird. Die Feder entwickelt sich aus dieser Schicht. Die tieferen Theile des »Federnstoffs« bestehen bloß aus einer Masse von Körnern oder Kernen, während weiter oben jeder Kern von einer Zellsubstanz umgeben ist. Noch weiter oben zeigt der Federnstoff eine schwache Streifung, deren einzelne Streifen nach oben laufen und gegen die Spitze hin immer deutlicher werden.

Wenn die Spitze der jungen Feder aus ihrer Tasche herausgewachsen ist und über die Haut hervorrag, so füllt die Hülle ab und legt die oberen Enden der Streifen bloß, wie »einen Pinsel feiner Strahlen«. Diese Strahlen wachsen, indem sie beständig neue Zellen an ihrem Grunde zusetzen. Bald erscheint einer von ihnen stärker als die anderen, die er auf sich trägt. Dies ist dann der erste Anfang des Schaftes oder Kiels, wie ja BURMEISTER entgegen MECKEL einen Unterschied zwischen diesen beiden Theilen macht. Doch scheint er vom Schaft »als einem Ganzen« noch dieselbe Vorstellung wie MECKEL ge-

<sup>1</sup> »Observations sur la structure et le développement des plumes.« Mém. du Museum d'Hist. nat. T. XIII. pag. 327—371.

<sup>2</sup> »System der Pterylographie« von NITSCH, nach dessen Untersuchungen verfasst von HERMANN BURMEISTER. Halle 1840. pag. 6.

habt zu haben. So sagt er: »Der Schaft ist gewissermaßen eine Verlängerung, mit Verdickung verbunden, des oberen Randes der Spule an seiner äußersten Stelle.« Der innere Follikel, welcher die Matrix enthält, besteht aus einer »eigenthümlichen Haut«. Sobald die Theile der Feder fertig und in die Höhe gewachsen sind, trennen sie sich von dieser »Haut«, der sie bis dahin fest anlagen. Diese Haut lässt nachher jene trockenen Hautgebilde entstehen, welche über dem oberen Ende der Matrix gefunden werden.

NIRSCH untersuchte zwar nicht die Entwicklung der Feder; jedoch haben einige seiner Angaben über die Nestlingdunen und ihre Beziehung zu den darauf folgenden definitiven Federn große Bedeutung. Ich führe seine eigenen Worte hier an: »Das Dunenkleid der jungen eben ausgebrüteten Vögel besteht lediglich aus bald abfallenden dunenartigen oder borstenförmigen Fortsätzen, welche auf den Spitzen der zuerst gebildeten Äste einer Kontourfeder oder sogar einer Dune aufsitzen. Weder Dunen noch Haare sind diese Gebilde.« Weiter sagt er: »Bei Dromaeus ist diese Dune Anfangs eine wahre vollständige Feder, welche auch in demselben Balge steckt, aus dem hernach die Kontourfeder hervorstößt.« — »Am Grunde hat jede Dune eine kleine Spule, mit deren nterem, offenem und zerspaltenem Ende die äußersten Spitzen der nachfolgenden Kontourfedern, sowohl der Schäfte als auch ihrer Äste verwachsen sind.«

RECLAM<sup>1</sup> (1846) versuchte, wie es scheint, zum ersten Male, die Entwicklung der Dune zu verfolgen. Ihm erschienen sie als kleine Vorrangung (»Eminentia«) auf der Haut. Sie wachsen in die Höhe und werden nach oben spitz. Im Centrum besitzen sie von kernhaltigen Zellen eine Pulpa, in die am Grunde Blutgefäße eintreten. Wenn die Vorrangungen eine bestimmte Länge erreicht haben, werden sie durch die erwähnten Blutgefäße in Längs-»Striae« eingetheilt; dabei entspricht die Zahl der gebildeten »Striae« der Zahl der Strahlen an der zukünftigen Dunenfeder. Das ganze Gebilde liegt in einer »Scheide« von Epidermzellen. Wahrscheinlich meinte RECLAM, dass aus der ganzen Epidermis der »Eminentia« nur die Vagina hervorginge, während an der Innenfläche derselben die Theile der Feder entstünden, wo sie ja von der Pulpa abgeschieden seien. Wenn Alles fertig entwickelt ist, berstet die »Scheide« und die »Plumulae« breiten sich aus. Jede Pluma ist an ihrem Grund in einem Follikel befestigt, welcher eine Einstülpung des allgemeinen Integuments vorstellt. Die Plumae überwachsen die ganze Oberfläche des Körpers, wobei sie zahlreicher als die Pennae sind, die an ihre Stelle treten. Da wo die Pennae entstehen, erscheinen sie am Grunde der Plumae. Der Follikel, welcher die Basis der Pluma enthielt, wird zum Follikel der Penna; aber es entwickelt sich eine neue Pulpa und Vagina. Wenn die Penna herauswächst, treibt sie mit ihrer Spitze die Pluma in die Höhe.

Die Angaben von STUDER über die Beziehung der Dune zu der definitiven Feder bieten nur eine Wiederholung der RECLAM'schen.

In RECLAM's Beschreibung der Entwicklung der definitiven Feder findet sich nichts Bemerkenswerthes. Er konstatirt, dass die Pulpa eine durchsichtige Flüssigkeit, »Cytoplasma«, producirt. In derselben entstehen durch Verdichtung gewisse »Cellularum primitiae«, die er »Corpuscula molecularia« nennt.

<sup>1</sup> »De Plumarum pennarumque evolutione.« Disquisitio microscopica. Lipsiae 1846.

Diese kleiden den Innenraum der »Vagina« aus und lassen die Kerne hervorgehen, welche sich in die zur Bildung der verschiedenen Theile der Feder nöthigen Lagen vertheilen.

SCHRENK's<sup>1</sup> Dissertation »De formatione plumae«, 1847 veröffentlicht, habe ich leider nicht gesehen.

REMAK<sup>2</sup> (1855) war der Erste, der über die Entwicklung der Dunenfedern hinreichend Licht verbreitete. Er beschreibt ein »Federrohr«, dessen Wände mit der Oberhaut zusammenhängen, und eine »Grundmasse«, die Blutgefäße enthält und die von der Unterhaut geliefert wird. Dann legt er Werth auf den Umstand, dass die Feder in den Wänden des Federrohres sich entwickelt, d. h. aus dem Hornblatte.

Er beschreibt die Bildung von Längsleisten auf der Innenfläche der Federrohrwände, welche in die »Pulpa« vorragen. Damit beginnt ein Process, durch den der innere und dickere Theil dieser Wände sich in eine Anzahl von parallelen Säulen spaltet, das sind die Strahlen der zukünftigen Dunenfeder, wogegen der äußere und dünnere Theil als eine zusammenhängende »Scheide« um das Ganze zurückbleibt. Er behauptet, dass die Funktion der Pulpa nur darin bestehe, Nährstoffe den verschiedenen, sich selbständig im Hornblatt entwickelnden Theilen der Feder zuzuführen. Auf die Entwicklung der nachfolgenden Feder geht REMAK kaum ein; er begnügt sich vielmehr damit, auf eine allgemeine Ähnlichkeit der Feder mit der Dune hinzuweisen. Jedoch was er über die Beziehung der Dunen zu der darauffolgenden definitiven Feder sagt, ist werth, wörtlich angeführt zu werden: »Beiden wird, so lange sie dessen bedürfen, Nahrungstoff durch eine und dieselbe gefäßhaltige Pulpa zugeführt, welche allmählich von der Spitze des embryonischen Federfähnchens bis zum Kiel der bleibenden Schwungfeder herab sich zurückzieht.«

Diese letzte Behauptung scheint von allen späteren Autoren übersehen oder nicht gewürdigt worden zu sein, und in unseren heutigen Lehrbüchern wird auf der Autorität STUDER's (s. unten) irrig behauptet, dass eine neue Papille gebildet werde, aus welcher die definitive Feder hervorgehe.

Von der ausgezeichneten Darstellung REMAK's wenden wir uns zu der eben so irrigen wie unsinnigen, die ENGEL<sup>3</sup> (1856) gegeben hat. Seine Zusammenfassung ist kurz folgende: »Die Feder wächst daher nicht von ihrer Pulpa aus, nicht dadurch, dass an der untersten Stelle der Pulpa immer neue Zellen entstehen, — — — sondern die an der Spitze befindlichen Knospen vergrößern sich fortwährend durch Quertheilung, und immer ist es die Endknospe der Feder, welche zur weiteren Verlängerung wesentlich beiträgt.«

HOLLAND<sup>4</sup> (1864) beschreibt einen Federkeim, der in einem Lymphtropfen entsteht, welcher von den Blutgefäßen in einen kleinen Raum zwischen Cutis und Epidermis getrieben wird. Diese Lymphe versieht sich mit einer membranartigen Bedeckung, und oberhalb derselben entspringt ein Federbalg. Der

---

<sup>1</sup> »De formatione plumae.« Dissert. Inaug. Mitau 1846.

<sup>2</sup> ROB. REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. 1855.

<sup>3</sup> Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wissenschaften. Math.-naturw. Kl. Bd. XX. 1856.

<sup>4</sup> »Pterologische Untersuchungen.« Journal für Ornithologie. XII. Jahrg. 1864.

Federkeim wächst aus in den Federbalg, und von hier an ist HOLLAND's Beschreibung genau dieselbe wie die BURMEISTER's, nur dass er BURMEISTER's »Federnstoff« »Pigmentflüssigkeit« nennt. Seine Beschreibung von der Bildung des Schaftes, die eine Art von Verbesserung der MECKEL'schen Darstellung ist, verdient vielleicht Beachtung. Die »Pigmentflüssigkeit« lässt »Längsstreifen« hervorgehen, welche den »Dornfortsatz der Spule« oder die »Spina calami« bilden und »Querstreifen«, welche deren »Äste« sind. »Der Folliculus« (innerer Balg BURMEISTER's) »liegt auf der Innenseite des Dornfortsatzes von den Querstreifen und später von der Spule umschlossen und beginnt von seiner Spitze an eine feuchte Masse, das nachherige Mark, auf den Dornfortsatz abzulagern, und zwar in zwei Leisten, an jeder Seite des Dornfortsatzes eine. — Diese Längsleisten nähern sich durch fernere Ablagerung mehr und mehr und stoßen endlich an einander und verwachsen, doch so, dass die Spur ihrer früheren Trennung äußerlich an den Furchen am Schaftbauche sichtbar ist, innerlich an einem gelblichen, vom Grunde der Furche bis zum Dornfortsatz reichenden Häutchen, welches man zwischen den Leisten mitunter bei deren Trennung gewahrt. Dasselbe rührt wahrscheinlich von Theilchen des Folliculus her, die mit zwischen getrocknet sind.«

Die Fortsetzung der Spulenhöhlung in den Schaft, welche in vielen Schwungfedern deutlich ausgesprochen ist, nennt er »Markkanal« (Canalis medullaris) und beschreibt ihre Entwicklung folgendermaßen: »Die Leisten (auf den Seiten des Dornfortsatzes) wachsen zusammen, doch so, dass sie den Rückenthail des Follikels von seinem Bauchtheil ab- und ins Innere hineinschnüren« (vgl. CUVIER's Darstellung). HOLLAND scheint zu meinen, dass die Feder auf zwei verschiedenen Wegen gebildet werde; so sagt er: »Der Überzug des Markes, die äußere Schaftsubstanz, wird nun entweder auch wieder vom Folliculus abgesondert oder sie wird von der flüssigen klebrigen Masse der Pigmentflüssigkeit ähnlich wie die Spule und der Überzug des Fahnentheils gebildet« (d. h. die Pigmentflüssigkeit erstarrt zur Scheide etc.).

HOLLAND's Darstellung von der Bildung des Schaftes entspricht jener von MECKEL und CUVIER. Die Ansichten aller drei scheinen mit der Behauptung BURMEISTER's übereinzustimmen, dass der Schaft ein lang ausgezogener Theil des oberen Spulenrandes ist.

Im Jahre 1869 gab STIEDA<sup>1</sup> eine Wiederholung der REMAK'schen Beschreibung, mit der er seine eigenen Beobachtungen über die Puderdünen verglich. Nur auf eine seiner Angaben will ich aufmerksam machen, nämlich folgende: »Die Zellenlagen, die der Papille zunächst liegen, theilnehmen sich nicht an der Bildung der »Fäden« (d. h. Theilen der Puderdünen), sondern unterscheiden sich als eine Art Papillenepithel von den anderen Zellen.« Dieses »Papillenepithel« ist zweifellos dasselbe Gebilde, welches BURMEISTER als die Haut beschrieb, welche die Wand seines inneren, die Matrix enthaltenden Follikels bildet, und welches DUTROCHET »epiderme du bulbe«, »ce qui produit les calottes« nannte.

Die Entwicklung der definitiven Feder beschreibt STIEDA ganz irrig. Er führt eine »Hauptpapille« und eine »Nebenpapille« an, welche neben einander aus einem »tieferen, gemeinschaftlichen Abschnitt emporwachsen«. Um den beiden Papillen gemeinschaftlichen Abschnitt bildet sich der Kiel der Feder

<sup>1</sup> »Bau und Entwicklung der Feder.« Petersburger medicinische Zeitschrift. Bd. XVII. 1870.

(d. h. die Spule), um die Nebenpapille der Schaft, um den oberen Abschnitt der Hauptpapille die Fahne. Dies hätte STIEDA kaum schreiben können, wenn er die Darstellungen MECKEL's, CUVIER's oder HOLLAND's gekannt hätte.

Im Jahre 1870 veröffentlichte STIEDA<sup>1</sup> eine vollständigere Beschreibung des Baues der Puderdunen bei der Rohrdommel. Ich würde darüber nicht berichten, wenn nicht eine Behauptung KLEE's mir Anlass gäbe, dahin gehend, dass die sogenannten Puderdunen nur definitive Federn in einem frühen Entwicklungsstadium seien, und dass der Puder aus der Hornscheide entstehe, wenn letztere in Stücke zerfalle. Es ist fast unmöglich, das von STIEDA beschriebene Gebilde als eine in der Entwicklung begriffene definitive Feder anzusehen. Nur daraus könnte man es folgern, dass nach ihm an der Basis jedes der »Fäden«, in welche sein sogenannter Schaft sich schließlich zertheilt, kleine Zellanhäufungen sich finden, welche eine fettige Degeneration erfahren. Das sind die Zellen, von denen er den Puder ableitet, also vom degenerirten Gewebe der Feder selbst, und nicht von der Hornscheide.

GADOW spricht in seiner eben veröffentlichten Beschreibung der Feder in BRONN's<sup>2</sup> »Klassen und Ordnungen des Thierreichs« von dem untersten cylindrischen Theile der Puderdunen wie von einer Spule. Dieser Ausdruck ist dem Worte Schaft vorzuziehen; aber streng genommen existiren nach den bisherigen Darstellungen weder Schaft noch Spule.

Im Jahre 1870 veröffentlichte SAMUEL<sup>3</sup> eine Reihe von Untersuchungen über die Regeneration der Feder, auf die wir später zurückkommen werden. Seine kurze Beschreibung der Entwicklung ist, wo sie Neues bieten will, sehr unrichtig.

PERNITZA<sup>4</sup> (1871) vervollständigte, wie er selbst sagt, REMAK's Darstellung durch Beschreibung des mikroskopischen Baues verschiedener Theile. Er giebt Zeichnungen von Schnitten durch künstlich gehärtetes Gewebe. Den dickeren, inneren Theil der Wände des REMAK'schen Federrohrs nennt er die Keimschicht und zeigt, wie dieselbe mit der MALPIGHI'schen Schicht der Epidermis zusammenhängt. Dagegen steht der äußere dünnere Theil, welcher die Hülle bildet, mit den zuerst entstandenen hornigen Schichten in Zusammenhang. PERNITZA giebt uns die erste annähernd genaue Vorstellung darüber, wie die Nebenstrahlen entstehen. Sie werden, sagt er, von den Grenzzellen der leistenartigen Erhebungen gebildet, in welche die Keimschicht sich zertheilt, während die Centralzellen zurückbleiben, um die Strahlen zu bilden. Nach PERNITZA entstehen die Leisten nicht durch Entwicklung »leistenförmiger Vorsprünge«, wie REMAK meinte, sondern durch Entwicklung von »Längseinkerbungen«. PERNITZA verfolgte das Schicksal der Papille oder der Pulpa nicht weiter; er sagt: »Ist einmal das Federchen fertig, so werden Papille und Epithelialhülle überflüssig, sie verschwinden beide«.

1873 veröffentlichte STUDER<sup>5</sup> eine Arbeit über die Entwicklung der Feder.

---

<sup>1</sup> »Über den Bau der Puderdunen der Rohrdommel.« Archiv f. Anat. und Physiol. 1870.

<sup>2</sup> Bd. VI. Abtheilung IV. Vögel. 23. u. 24. Lieferung.

<sup>3</sup> »Über Regeneration.« VIRCHOW's Arch. f. pathol. Anat. Bd. L. 1870.

<sup>4</sup> »Bau und Entwicklung des Erstlingsgefieders, beobachtet am Hühnchen.« Sitzungsberichte der Wiener Akad. 1871.

<sup>5</sup> »Die Entwicklung der Feder.« Inaug.-Diss. Bern 1873.

Die Wände der Dunenpapille, sagt er, sind Anfangs nicht dicker, als die Epidermis der übrigen Haut. Sobald aber die Papille in die Höhe wächst, erscheint zwischen den Cylinderzellen der MALPIGHI'schen Schicht und den flachen, zuerst entstandenen Hornzellen, eine Schicht runder Zellen, welche von den ersteren herkommen. Diese runden Zellen vermehren sich rasch längs gewisser Linien, stülpen die Cylinderzellen einwärts in die Pulpa und erzeugen auf den inneren Wänden der Papille eine Reihe von Längsfalten. Dieser Vorgang beginnt am Scheitel, und die Falten setzen sich allmählich nach unten fort. Der nächste Fortschritt besteht darin, dass die Cylinderzellen allmählich sich nach dem peripheren Ende jeder Falte verbreiten, und zwar zwischen den kugeligen Zellen, welche den Körper der Falte bilden und der äußeren Hornschicht, welche die »Hornscheide« hervorgehen lässt. Dadurch wird jede Leiste kugelliger Zellen vollständig in einen Cylinder von Cylinderzellen eingeschlossen. Wenn die Pulpa atrophirt, verhornen die Cylinderzellen und bilden die »Rindensubstanz« jedes Strahles, während die kugeligen Zellen die »Marksubstanz« bilden. Jedoch findet die Verhornung der Wände am Grunde der Papille statt, ehe die Faltenbildung so weit vorgeschritten ist; so ist hier eine cylindrische hornige Spule gebildet im Zusammenhang mit den Strahlen der Dune. Auf die STUDER'sche Beschreibung der Faltenbildung und des Theiles, welcher von den Cylinderzellen eingenommen wird, werden wir später einzugehen haben.

Seine Darstellung von der Entwicklung der definitiven Feder zeigt einen entschiedenen Fortschritt gegen jede frühere Beschreibung, obgleich er die Bildung des Schaftes nicht berücksichtigt. Der Follikel der embryonalen Dune vertieft sich beträchtlich, und eine neue Papille entsteht an seinem Grunde, wächst empor und treibt mit ihrer Spitze die Spule der Dune in die Höhe. Die Wände dieser neuen Papille bestehen aus einer äußeren Schicht von platten Hornzellen, einer mittleren, dicken Schicht von kugeligen Zellen und einer inneren von Cylinderzellen. Zwischen den Cylinderzellen und der centralen Pulpa findet er eine strukturlöse Membran, welche nach seiner Meinung derjenigen entspricht, welche BIESIADECKI als konstantes Gebilde zwischen der MALPIGHI'schen Schicht und der Cutis beschrieben hat. In seiner späteren Arbeit erkannte STUDER Zellen in dieser Membran. Die Falten entstehen eben so wie bei der Dune, jedoch wird bald eine viel größer als die übrigen. Diese ist die in der Entwicklung begriffene Rhachis. In den Falten der definitiven Feder schwindet die centrale Achse der runden Zellen und wird zu einer kleinen Masse, welche im innersten Rande (d. h. gegen die Pulpa zu) der Falte liegt. Wenige Cylinderzellen genügen, diese Masse zu umgeben und bilden die Rindensubstanz, während die übrigen die sekundären Strahlen oder Nebenstrahlen bilden.

1876 gab KERBERT<sup>1</sup> eine Beschreibung von der Pinguinfeder, welche nach ihm ein Verbindungsglied zwischen der Feder und der Schuppe darstellen soll. Nach KERBERT unterscheidet sich diese Feder von anderen durch das Fehlen eines wahren Schaftes; der scheinbare Schaft, welcher kurz und breit ist, soll bloß aus verschmolzenen Strahlen zusammengesetzt sein. Jedoch liegt die hauptsächliche Eigenthümlichkeit dieser Feder darin, dass die Pulpa niemals gänzlich atrophirt, sondern inmitten des basalen Theils der Spule zeitlebens zurückbleibt. Weiter beschrieb er, dass, sobald die Pulpa abstirbt, aus den

<sup>1</sup> »Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere.« Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1876.

Epidermiszellen ihrer oberen Wand eine Reihe von queren, hornigen Scheidewänden hervorgehe, welche die Hölhlung der Spule in eine Reihe von Kammern theilen.

1878 beschrieb auch STUDER<sup>1</sup> die Entwicklung der Pinguinfedern. KERBERT's Befund, dass die Pulpa nicht vollkommen atrophirt, glaubte er durch den Umstand zu widerlegen, dass die Pinguine wie andere Vögel sich mausern. Er zeigte, dass der Schaft eben so wie bei anderen Vögeln entwickelt wird, und dass er demnach nicht aus verschmolzenen Strahlen zusammengesetzt sei. Er widersprach auch der KERBERT'schen Beschreibung der queren hornigen Scheidewände in der Spule. Er selbst beschreibt letzteren Vorgang so, dass nach Resorption der Pulpa die obersten Schichten des Gewebes vertrocknen, von Zeit zu Zeit abgesondert werden, und auf diese Weise eine Reihe von über einander gelagerten Kappen hervorbringen; dieselben liegen jedoch frei innerhalb der Hölhlung der Spule und sind in keiner Verbindung mit ihren Wänden.

Wir werden später Gründe erfahren, die vermuthen lassen, dass beide Beobachter theilweise Recht, theilweise Unrecht hatten.

STUDER sagt ferner, dass schließlich die Pulpa vollkommen atrophire und die Feder ausfalle. Er beschreibt auch die Entwicklung einer Pinseldune bei dem Pinguin; diese Beschreibung stimmt in allen wichtigen Punkten mit seiner früheren Beschreibung dieser Gebilde bei dem Hühnchen und der Taube überein.

1884 gab LWOFF<sup>2</sup> eine sehr unvollständige Beschreibung der Entwicklung der definitiven Feder. Nur auf einen Punkt darin will ich eingehen, nämlich auf folgenden: Das Gewebe, welches die »Seele« bildet, wurde herausgekratzt; dann zeigte sich unter dem Mikroskop, dass es zum größten Theil aus elastischen Fasern bestehe, unter welchen verästelte Bindegewebs- und Hornzellen liegen. Daraus wird geschlossen, dass die Seele die ausgetrocknete Pulpa vorstelle!

Da ich auf die Arbeit KLEE's<sup>3</sup> (1866) später öfters verweisen muss, will ich hier bloß die Punkte erwähnen, in denen er von den früheren Beobachtern abweicht.

Wie KERBERT beschreibt er die erst gebildete hornige Schicht des Embryo als die »Epitrichialschicht«. Die hornige Scheide der embryonalen Dune, sagt er, wird von dieser Schicht gebildet. Die Richtigkeit der STUDER'schen Darstellung der Faltenbildung durch eine Vermehrung von Epidermzellen stellt er in Abrede und giebt an, dass am Scheitel der Papille, wo die Epidermzellen aufgehört haben irgend welche Thätigkeit auszuüben, die nun passiven Wände gespalten werden, anscheinend durch Zellkeile der Cutis. Die so gebildeten Spalten breiten sich allmählich nach unten aus und theilen auf diese Weise die Wände der Papille in eine Anzahl von parallelen Längsleisten. Die Beschreibung des Ursprungs der sekundären Strahlen und der Horn- und Markzellen der primären Strahlen ist ähnlich der STUDER's und wird später noch erörtert werden.

---

<sup>1</sup> »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder.« Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXX. 1878.

<sup>2</sup> »Beiträge zur Histologie des Haares, der Borste, des Stachels und der Feder.« Bull. de la soc. imp. des natural. de Moscou. 1884.

<sup>3</sup> Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. LIX. Halle 1866.



KLEE zeigt, wie, anstatt einer neuen Papille, welche aus dem Grunde des Dunenfollikels hervorgeht, — so beschrieb es STUDER — die Dunenpapille selbst tiefer in die Haut wächst, um die definitive Feder zu bilden. Somit haben, wie REMAK feststellte, die Dune und die nachfolgende definitive Feder »eine und dieselbe gefüßhaltige Pulpa«. Die Spaltung der Papillenwände, welche die Strahlen bilden soll, erfährt eine Unterbrechung in der Gegend der Spule, aber geht sofort weiter unterhalb dieser Gegend, um die Rami (Äste) der definitiven Feder zu bilden. Dies erklärt, warum die obersten und zuerst entstandenen Äste im Zusammenhang mit dem Grunde der Dunenspule gefunden werden.

Der Schaft, welcher Anfangs von den Ästen (Rami) nicht zu unterscheiden ist, wird immer dicker in dem Maße, als diese Äste sich mit ihm verbinden; um dieselbe Zeit bekommt er eine »Ausbuchtung« auf der ventralen Fläche. Darauf sehen wir, dass »auf dem Grunde der Hohlrinne eine feine Spalte sich hinzieht, die bis zum Centrum des Schaftes führt und sich dort zu einer kleinen Röhre erweitert«. — »Gewebsheile der Cutis drängen sich leichtenförmig in den Spalt hinein.« — »Nahe der Spule erweitert sich diese Röhre so bedeutend, dass an der Übergangsstelle die Cutispapille ganz in dieselbe hineintritt und auf diese Weise in die Spule gelangt.«

Diese Darstellung KLEE's würde vielleicht den Bau des vollendeten Schaftes erklären; aber, wie wir später sehen werden, geht in der That die Entwicklung des Schaftes in den von MECKEL, CUVIER und HOLLAND angedeuteten Grenzen vor sich. Nach KLEE stirbt der obere Theil der Pulpa in der Gegend des Schaftes ab. »In diesem todtten Zustand stellt er sich als ein Strang von röthlicher Farbe dar, der, wie aus der Natur des zum Aufbau verwandten Bindegewebes hervorgeht, sehr leicht zerreißbar ist. Am freilebenden Vogel wird in Folge dessen dieser obere Theil sehr bald verloren gehen.«

Somit scheint KLEE die Bildung der häutigen Fachräume MALPIGHI's, die »Calottes« DUTROCHET's, nicht beobachtet zu haben. Jedoch innerhalb der Spule beschreibt er »einen Verhornungsprocess« der äußersten Cutisschicht, welche »eine ziemlich homogene Lage bildet«. Da KLEE oft beobachtet hat, dass die Spulen der alten Federn fest mit den Spitzen der neuen Federn verwachsen, sagt er: »Die Einheit der Papille ließ sich für den ersten Federwechsel ganz unzweideutig nachweisen, für die spätere Mauser mit größter Wahrscheinlichkeit annehmen.«

STUDER und KLEE nehmen also, eben so wie anscheinend REMAK und PERNITZA an, dass die ganze Epidermis einschließlich der Schleimschicht zu Theilen der Feder verhorne. STIEDA andererseits behauptet, dass die innerste Zellenlage der Epidermis ein Papilleneithel bilde. DUTROCHET sprach von einer »Epiderme«, welche den »Bulbe« überdeckte, nachdem sämtliche Theile der Feder gebildet waren. KERBERT spricht gleichfalls von der Epidermis, welche die Pulpa überdeckt und die Seele hervorgehen lässt; BURMEISTER endlich beschreibt eine »Haut« zwischen Matrix und Pulpa.

Ich hoffe nachweisen zu können, dass das, was STUDER und KLEE nur für eine Grenzschicht der Cutis hielten, in Wirklichkeit epidermaler Natur ist.

Ich darf diesen Überblick nicht abschließen, ohne zu erwähnen, dass die Kontinuität der Pulpa in den nachfolgenden Federn von JEFFRIES<sup>1</sup> beobachtet

<sup>1</sup> »The Epidermal System of Birds.« Proc. Boston Society Nat. Hist. Vol. XXII. 1893.

zu sein scheint, wenn er auch anscheinend diesem Befunde keine Bedeutung zuschrieb. So sagt er: »as a feather on an adult bird is a successor or continuation of the down feather, the two may be regarded as representing the embryology and development of the feather«, und dann »the first step towards the formation of a new feather is the growth of the old papilla, which, after the perfection of the previous feather shrinks to a small mass at the base of the feather«. JEFFRIES, dessen Arbeit im Übrigen oberflächlich ist, giebt eine kurze, aber schöne und genaue Beschreibung der Entwicklung des Schaftes. Da er aber den sich entwickelnden Schaft in Schnitten beobachtet, so spricht er doch von den »Längsleisten« MECKEL's und HOLLAND's wie von Falten, welche von den Seiten des Schaftes herumwachsen »and finally meeting complete the wall of the shaft on the inner side«. Um auf die Bedeutung der von STUDEK und KLEE vertretenen Ansicht hinzuweisen, nämlich dass die MALPIGHI'sche Schicht eine Verhornung erfährt, führe ich folgende Bemerkung JEFFRIES' an, welcher selbst sich zu dieser Ansicht bekennt: »The under surface of the vane and shaft is the inner surface of the epiderm, which in all other cases in the vertebrates is in connection with the cutis vera«. Ich hoffe diese Ansicht als irrig zeigen zu können.

Nach Abschluss des obigen Überblickes kam mir eine kurze Notiz des Herrn Dr. R. ZANDER<sup>1</sup> »Über das Gefieder des afrikanischen Straußes« zur Kenntnis. ZANDER beobachtete einen Strauß während der Mauser, aber die verschiedenen Entwicklungsstadien, welche er beschreibt, sind genau das, was man auch bei einer Taube oder einem Huhn während der Mauserzeit finden kann und in keiner Weise dem Strauß eigenthümlich, wie er anzunehmen scheint. Ferner sagt er, dass während bei den Carinaten die Federseele sich von der Spule aufwärts in den Schaft fortsetzt, und nur einen kleinen Fortsatz nach außen durch den sogenannten oberen Nabel entsendet, sie bei dem Strauß überhaupt nicht in den Schaft übergehe, sondern ganz an seiner Unterseite liege, wie sie auch bei diesem Vogel den Schaft an Dicke übertreffe.

Dieser Unterscheidung zwischen den Federn dieser beiden Gruppen muss ich widersprechen. Bei allen in Entwicklung begriffenen Federn liegt die Seele zuerst an der Unterseite des Schaftes, und ob sie diesen letzteren an Dicke übertrifft oder nicht, hängt nur von dem Stadium ab, bis zu welchem die Entwicklung der Feder fortgeschritten ist. Wie ein Theil der Pülpa in die unteren Theile des Schaftes eingeschlossen wird, und wie die Bildung der Federseele innerhalb des Schaftes später vor sich geht, das wird im Verlauf dieser Arbeit beschrieben. Aber bei vielen Federn der Carinaten ist der Schaft fast bis dahin solid, wo die Spule beginnt und der obere Theil der Federseele liegt auf der Unterseite des Schaftes bis sie abfällt. ZANDER's Beobachtungen scheinen mir also vielmehr zu zeigen, dass es in der Entwicklungsweise der Federn der Ratiten und Carinaten keinen fundamentalen Unterschied giebt.

## Untersuchung.

### 1. Die Entwicklung der Erstlingsdune.

In der bis dahin halb durchsichtigen Haut des in Entwicklung begriffenen Taubenembryo zeigen sich am fünften Tage runde weiße

<sup>1</sup> Separatabdruck a. d. Schriften der physik.-ökonom. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr. XXIX. Jahrg. 1888.

Flecke. Diese Flecke sind die ersten Anzeichen der zukünftigen Nestling-Dunen. Die Reihenfolge ihres Auftretens und ihre Vertheilung über die Hautoberfläche sollen später beschrieben werden. Zur Zeit des Auftretens dieser Flecke besteht die Epidermis aus zwei Schichten: einer oberen, dünnen von etwas abgeplatteten Zellen, der sogenannten »Epitrichialschicht« und einer unteren dickeren von mehr cylindrischen Zellen, der sogenannten Schleimschicht. Im Durchschnitt der Haut erblickt man zu dieser Zeit zuerst einige Gruppen von Dermazellen, die in regelmäßigen Abständen von einander dicht unterhalb der Epidermis liegen. Über jeder dieser Zellgruppen zeigt die Epidermis eine deutliche Verdickung, an deren Bildung beide Schichten sich betheiligen. Die Verdickung in der Schleimschicht tritt auf in Folge einer seitlichen oder vielmehr horizontalen Zellvermehrung; jedoch verbreitert sich dabei die Fläche nicht entsprechend, innerhalb deren die Zellvermehrung stattfindet. Desshalb werden die Zellen auf dieser Fläche dicht an einander gepresst, und dadurch schmaler aber höher. Eine andere Folge dieser Zellvermehrung ist eine etwas unregelmäßige Anordnung der Zellen, indem die einen ein wenig über, die anderen ein wenig unter das frühere Niveau getrieben werden; sogar die ganze untere Fläche der Schleimschicht kann leichte Falten bilden, welche nach unten gegen die Zellen des Derma vorspringen. Auch sind wenige zerstreute intermediäre Zellen zwischen der ursprünglichen Schleimschicht und der »Epitrichialschicht« aufgetreten. Die Verdickung in der »Epitrichialschicht« rührt daher, dass ihre Zellen sich in dieser Region vermehren und kubischer werden als auf der übrigen Hautoberfläche (s. Fig. 1). Diese Verdickungen der Epidermis und des Derma bilden die oben erwähnten Flecke<sup>1</sup>.

Man könnte meinen, dass das nächstfolgende Stadium der Ent-

---

<sup>1</sup> KLEE sagt: »Gegen Ende des fünften Tages beginnt jener Wachungsprocess, der unter den bedeckenden Plattenzellen — dem Epitrichium — die Lage der Epidermis immer mehr verdickt, bis sie wie ein zu weit gewordener Mantel zur Faltenbildung neigt, als deren Produkt wir die Entwicklung der Feder anzusehen haben.« Ich konnte in diesem Stadium keine solch allgemeine Neigung der Epidermis zur Faltenbildung bemerken. Die Verdickungen werden auf bestimmten kleinen Flächen gebildet, und jede von ihnen lässt eine Federpapille in der unten beschriebenen Weise entstehen.

Um Missverständnissen vorzubeugen, möchte ich hier bemerken, dass ich immer in dieser Beschreibung die centrale Dermamasse der Federpapille Papille nenne; den Ausdruck Papille habe ich nur in Bezug auf das ganze Gebilde gebraucht, mit anderen Worten gleichbedeutend mit dem Wort Federkeim.

wicklung durch einen nach oben gerichteten Druck des Derma veranlasst sei. Jedenfalls, sei es vom Druck beeinflusst oder nicht, wölbt sich der verdickte Theil der Epidermis nach außen und die dabei entstandene Vertiefung wird von rasch sich vermehrenden Dermazellen ausgefüllt. So entsteht die sogenannte Papille oder der Federkeim als eine winzige, runde Warze auf der Hautoberfläche.

Die vordere Wand dieser Warze wächst jetzt rasch, bis die ganze Warze so zu sagen rückwärts geneigt ist und der Punkt, welcher zuerst den Scheitel bildete, jetzt rückwärts und etwas nach oben gerichtet ist. Zu derselben Zeit beginnen die Schleimschichtzellen besonders in der Gegend des Scheitels neue Schichten von Zellen zu bilden, welche auf diese Weise die Epidermis der Papille verdicken (siehe Fig. 2). Sobald die Krümmung ihren Höhepunkt erreicht hat, tritt ein schnelles und gleichmäßiges Wachsthum an allen Seiten der Papillenwände auf, wodurch unsere rückwärts umgebogene Warze in ein langes cylindrisches Gebilde (siehe Fig. 3) umgewandelt wird.

Hand in Hand mit der Vermehrung der Epidermiszellen, welche das oben beschriebene Wachsthum verursacht, geht eine Vermehrung der Dermazellen, die den Innenraum der Papille einnehmen, so dass dieser während der ersten Entwicklungsstadien von einer dicken Masse eng an einander geschobener Zellen ausgefüllt wird. In dieser Masse, der sogenannten Pulpa, verlaufen die Blutgefäße. Das Wachsthum des Federkeimes, so weit es von der Zellvermehrung bedingt wird, scheint vollständig an oder nahe an seinem Grunde stattzufinden. Über der ganzen Hautoberfläche bildet die Schleimschicht noch eine einzige Zelllage, abgesehen davon, dass einige zerstreute Intermediärzellen zwischen dieser Schicht und der Epitrichialschicht aufgetreten sind. Eine kleine Strecke weit vom Grunde ist die Schleimschicht des im Wachsthum begriffenen Federkeimes unbedeutend dicker als die der Haut, jedoch nehmen die Intermediärzellen allmählich an Zahl zu, bis sie im obersten Teil dieser Gegend schließlich zwei Schichten herstellen<sup>1</sup>.

Wir müssen von nun an zwischen der tiefsten Schicht der Schleimschichtzellen, der sogenannten »Cylinderzellen«-Schicht, und den Schichten der »Intermediärzellen« oder, wie STUDER und KLEE sie

<sup>1</sup> Die hier entstandenen Intermediärzellen bilden eine zusammenhängende Schicht um den Federkeim herum unmittelbar innerhalb der Epitrichialschicht. Sie nehmen fast gleich von Anfang an eine etwas abgeplattete Gestalt an, welche sie leicht von den später nach innen von ihnen gebildeten unterscheidet. Diese abgeplatteten Zellen bilden die zukünftige Federscheide.

nannten, „Rundzellen“, unterscheiden, welche zwischen der erst genannten Schicht und der Epitrichialschicht liegen. Während der Entwicklung der Feder nehmen, wie wir sehen werden, die Zellen der untersten Schicht selten eine cylindrische Gestalt, dagegen oft eine dieser entgegengesetzte an; jedoch ist es schicklich, den gewöhnlich auf sie angewandten Ausdruck zu gebrauchen. Sogar in der Haut des Taubenembryo können diese Zellen kaum cylindrisch genannt werden.

An dem obersten Theil der oben erwähnten dünnwandigen Portion der Federkeimwände begegnen wir einer ungeheuer raschen Produktion von Intermediärzellen, bis die Federkeimwände fast auf einmal ihre volle Dicke erreichen. Aber das findet nicht gleichmäßig im ganzen Umkreis des Federkeimes statt, sondern so, dass eine Anzahl Verdickungen auf der Innenfläche dieser Wände, mit einer entsprechenden Zahl von Höhlungen zwischen ihnen, gebildet werden. Eine Vermehrung der Cylinderzellen innerhalb ihrer eigenen Lage findet auch statt, so dass diese Lage sich aufwärts auf der Innenfläche dieser Verdickungen fortsetzt.

Dieser Process beginnt zur Zeit, da die rückwärts gebogene Warze zuerst eine cylindrische Gestalt annimmt, oder mit anderen Worten, wenn nur die äußerste Spitze des Federkeimes gebildet ist; und da jeder Abschnitt des Federkeimes, sobald als er gebildet ist, durch die ununterbrochene Erzeugung neuer Abschnitte unter ihm in die Höhe getrieben wird, so ist es leicht zu verstehen, wie diese Verdickungen Serien von parallelen Längsleisten bilden, welche längs der Innenwände des Federkeimes verlaufen und durch eben so viele parallele Längsfurchen von einander getrennt sind<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> STUDER sagt, dass zuerst die Epidermis der Federpapille nicht dicker sei als die der Haut. Er giebt sehr schöne Zeichnungen von der Pinguindunenpapille in dem Stadium, wo sie eine bedeutende Länge erreicht hat und stellt ihre Wände als eine einzige Lage von cylinderförmigen Schleimschichtzellen, umgeben von abgeplatteten Hornzellen dar. Vom Hühnchen sagt er: „Die Papillen zeigen am achten Tage an ihrem Ende eine Anzahl runder Zellen zwischen der Cylinderzellenlage und der Hornhaut.“ Und darauf: „Dass die stark sich vermehrenden runden Epidermiszellen die Cylinderzellenschicht in Falten in die Cutispulpa sich eindrücken lassen, und zwar beginnt diese Faltenbildung an der Spitze und lässt die Falten nach unten allmählich verstreichen.“ Meine Beobachtungen zeigen andererseits, dass die Epidermis der Papille von Anfang an dicker ist als die der Haut, dass die Falten oder Leisten mit der Papille wachsen und dass die Intermediärzellen, welche die Masse dieser Falten oder Leisten bilden, vollständig von Zellvermehrung der Cylinderzellenlage herkommen. Meine Beobachtungen widersprechen gleichfalls KLEE's Beschreibung der Spaltenbildung.

Das Pulpagewebe nimmt die Furchen eben so wie die centrale Höhlung des Federkeimes ein. Wenn wir Fig. 3 betrachten, so beobachten wir, dass die Pulpahöhlung aus einer stärkeren basalen Portion besteht, da wo die Federkeimwände dünn sind, und einer dünneren oberen Portion da, wo die Federkeimwände ihre volle Dicke erreicht haben. Diejenigen Cylinderzellen, welche die starke basale Portion begrenzen und theilweise überdecken, sind es, welche den Federkeim produciren. Das Wachsthum der Epitrichialschicht aber findet durch eine unabhängige Vermehrung der Epitrichialzellen innerhalb ihrer eigenen Lage statt.

Die Art und Weise, auf welche die Längsleisten der Federkeimwände entstehen, wird in Fig. 4 zur Gentüge erläutert. Diese Figur stellt einen Querschnitt in der Linie  $AB$  der Fig. 3 dar und zeigt in schiefen Schnitten durch die Federkeimwände einige dieser Verdickungen in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung. Nach außen sehen wir die Epitrichialschicht, darauf eine Lage von Intermediärzellen, gegen zwei Reihen hoch, welche ununterbrochen um den Federkeim herum sich erstrecken und welche, wie erwähnt, ihren Ursprung in einer Gegend nehmen, wo die Bildung der Verdickungen oder Leisten noch nicht begonnen hat. Darauf kommen wir zu den Längsleisten selbst, welche größtentheils aus Intermediärzellen bestehen, aber nach innen von Cylinderzellen begrenzt sind, die eine ununterbrochene Lage über den Leisten und Gruben bilden. Im Centrum schließlich finden wir die Pulpa. Zuerst reichen die Gruben nicht vollkommen bis zu den äußersten zuerst gebildeten Lagen von Intermediärzellen (d. h. diejenigen, welche die Federscheide entstehen lassen); aber verfolgen wir eine Serie von Querschnitten nach oben, so finden wir, dass die Cylinderzellen eine seitliche Vermehrung erfahren und sich allmählich weiter nach außen zwischen die Leisten erstrecken, bis alle sekundär gebildeten Intermediärzellen in die eine oder andere Leiste geschoben werden und die Cylinderzellen für die Zukunft mit der äußersten zuerst gebildeten Schicht in Berührung kommen.

Also beruht die Bildung der Längsleisten auf zwei Processen: erstens auf einer rascheren Erzeugung der Intermediärzellen in einigen Theilen der Cylinderzellenlage und zweitens auf einer später eintretenden, nach außen gerichteten Ausbreitung der Cylinderzellenlage

---

Einige Schnitte in der Nähe des Grundes durch die im Wachsthum begriffenen Dunenpapillen beim Hühnchen oder der Taube zeigen in einer unverkennbaren Weise die Bildung dieser Leisten.

zwischen den Intermediärzellen in denjenigen Theilen, wo die Erzeugung der letzteren weniger schnell stattgefunden hat<sup>1</sup>.

Der Federkeim wird so vom Grunde aus aufgebaut, bis er nahezu seine volle Länge erreicht hat, jedoch trägt, wie wir später sehen werden, zu diesem Längenwachsthum wesentlich noch ein anderer Process bei, der schon in den obersten Theilen der Papille vor sich geht. Nun äußert sich die Thätigkeit der in Vermehrung begriffenen Schleimschichtzellen am Grunde des Federkeimes in einer neuen Richtung. Bis jetzt war die Folge der Vermehrung dieser Zellen ein Aufwärtswachsen des Federkeimes über die Hautoberfläche; von nun an zeigt sich die Folge ihrer Vermehrung in dem nach unten gerichteten Wachsthum des Federkeimgrundes in die tieferen Schichten des Dermal.

Man mag in gewissem Sinne berechtigt sein, von diesem Einwachsen als von einer Einstülpung der Schleimschicht zu reden; jedoch muss man sich dabei stets vergegenwärtigen, dass die Epithelschicht und die äußersten Lagen der Epidermis von der Hautoberfläche unmittelbar nach oben in die äußere Oberfläche des Federkeimes übergehen, und nicht an dem Einwachsen Theil nehmen. Somit wird hier keine Federtasche gebildet, wie es einige frühere Beobachter beschrieben haben, wenn man nicht die leichte Vertiefung hinter dem Federkeime (siehe Fig. 6) so nennen will<sup>2</sup>.

Untersuchen wir einen Längsschnitt durch dieses Stadium, wenn das Einwachsen die in Fig. 6 dargestellte Tiefe erreicht hat, so finden wir, dass die durch das Einwachsen entstandene Strecke durch zwei Zelllagen sich abgrenzt, die basal in einander übergehen. Die eine Lage, welche an der äußeren Seite der Einwucherung liegt,

<sup>1</sup> Es ist wichtig, diese beiden Prozesse aus einander zu halten, weil bei dem Hühnchen der zweite Process eine bedeutend wichtigere Rolle spielt als bei der Taube, und weil in der Entwicklung der definitiven Feder, wie wir später sehen werden, der zweite Process fast vollkommen den ersten verdrängt.

In dem Dunenfederkeim des Hühnchens erreichen die epidermaleen Wände eine beträchtliche Dicke, ehe der Process der Leistenbildung begonnen hat. Jedoch wenn er beginnt, geht er in derselben Weise vor sich, wie bei der Taube, abgesehen davon, dass hier weniger Intermediärzellen noch erzeugt werden müssen und dass der Raum, durch welchen die Cylinderzellenlage sich ausbreiten muss, zwischen den bereits gebildeten Intermediärzellen größer ist (s. Fig. 5).

<sup>2</sup> STUDER sagt, dass der Grund der Dune sich allmählich in die Haut ein-senkt und so eine Federtasche bildet. KLEE scheint keine Längsschnitte gemacht zu haben und erwähnt die Federtasche gar nicht. Weder beim Hühnchen noch bei der Taube konnte ich solche Federtaschen finden, wie sie von STUDER beschrieben und abgebildet wurden.

besteht zum größten Theil aus einer einzigen Reihe von Zellen und hängt mit der Schleimschicht der Haut zusammen. Dieses ist die Schleimschichtlage des zukünftigen Federfollikels. Die andere Zellenlage, welche auf der Innenseite der Einwachsung liegt, besteht von Anfang an aus mehr als einer Zellreihe. Diese Lage hängt mit der Schleimschicht des Federkeimes zusammen. Zwischen der äußeren und inneren Lage erscheint in geringer Entfernung von der Umschlagstelle jener Lagen eine dritte Zelllage, welche Anfangs eine einfache Reihe von etwas abgeplatteten und ausgezogenen Zellen erkennen lässt; weiter nach oben aber besteht sie aus einigen Reihen und geht schließlich in die äußeren Lagen der Epidermis über, wo die letzteren sich von der Haut auf den Federkeim erstrecken. Die Zellen, welche diese Lage bilden, scheinen Anfangs von der im Wachstume begriffenen basalen Umschlagstelle herzustammen; zu beiden Seiten dieser erstentstandenen Zellen gesellen sich später andere von der inneren und äußeren Schleimschichtlage der Einwucherung. Die Zellen dieser Centrallage besitzen bald das Aussehen von Hornzellen.

In einer »Vorläufigen Mittheilung«<sup>1</sup> sprach ich von dieser Schicht als von einer »einheitlichen kontinuierlichen Schicht verhornter Zellen«, um damit darauf aufmerksam zu machen, dass zu dieser Zeit noch keine Andeutung von der Höhlung des zukünftigen Federfollikels vorhanden sei, obgleich bereits die Wände derselben gebildet sind.

Die Form der Pulpahöhlung und der Federkeimwände ist im Allgemeinen dieselbe wie vorher, der Federkeim wird noch durch diejenigen Cylinderzellen producirt, welche die stärkere untere Portion jener Höhlung begrenzen. Dieser Theil liegt aber jetzt unter der Hautoberfläche und kommt mit dem Fortschreiten des Wachstums noch tiefer zu liegen. Die longitudinalen Verdickungen oder Längsleisten der Federkeimwände nehmen allmählich an Größe ab, in dem Maße, als sie sich unter das Niveau der Haut erstrecken. Unterdessen haben weitere Veränderungen in der Epidermis und der Pulpa der oberen Theile des Federkeimes stattgefunden.

In einem rasch wachsenden jungen Federkeim auf dem Stadium, welches Fig. 3 darstellt, besteht die gesammte Pulpa aus einer homogenen Masse dicht an einander gedrängter Dermazellen. Wie jedoch das Wachsthum weiter fortschreitet, wird das Gewebe der Pulpa nach dem Scheitel zu immer lockerer, die Interzellularräume weiter und die Blutcapillaren immer größer, bis schließlich dieses Gewebe aus einem Netzwerk fein verästelter Zellen besteht, welche

<sup>1</sup> Diesea Jahrbuch. Bd. XIV. pag. 369.



mit einander durch zarte protoplasmatische Fortsätze verbunden sind und zwei oder drei größere Capillaren umschließen. In gewissen Stadien erscheint die ganze obere Hälfte des Federkeimes von Blutkörperchen erfüllt, während wir in den unteren Abschnitten des Federkeimes nur zwei oder drei kleine Gefäße durch eine dichte Masse von Dermazellen verlaufen sehen (siehe Fig. 6, 7, 8).

Hand in Hand mit den Veränderungen in der Pulpa gehen solche in den Epidermiswänden des Federkeimes.

In den frühesten Entwicklungsstadien in der Dunenpapille waren, wie wir sahen, die Zellen der Epitrichialschicht über der Papille viel zahlreicher und kubischer als an irgend einer anderen Stelle. Während des Wachsthumes der Papille verlieren sie bald ihre Würfel-form, werden platter und breiten sich aus, bis endlich die Kerne weit von einander liegen (weiter als an der Hautoberfläche) und bloß durch dünne Fäden vertrockneter oder verhornter Zellsubstanz mit einander verbunden sind. Gegen das Ende der Entwicklung bleibt die Epitrichialschicht nur in Fetzen zurück, welche durch das Wachsthum der darunter liegenden Theile abgerissen werden; und ehe der Vogel das Ei verlässt, ist sie meist abgestreift worden (vergleiche die verschiedenen Figuren).

Obgleich auf diese Weise die Epitrichialschicht in der ersten Zeit an der Zellvermehrung Antheil nimmt, welche die Dunenpapille hervorbringt, so hört doch ihre Thätigkeit früher auf als die der darunter liegenden Theile und niemals scheint sie eine vollkommene Umhüllung um den ausgewachsenen Federkeim zu bilden. Wenn wir bedenken, wie weit entfernt die Epitrichialschicht von der Nahrungsquelle liegt, so können wir uns nur verwundern, dass ihre Zellen so lange Zeit in Vermehrung begriffen sind.

Indem wir nun zu den Intermediärzellen übergehen, muss daran erinnert werden, dass wir sie bereits unterschieden haben in solche, welche eine kontinuierliche äußere Lage unmittelbar unterhalb der Epitrichialschicht bilden und in solche, welche den Körper der Längsleisten bilden. Die Zellen der äußeren kontinuierlichen Schicht, welche die Federscheide der Dunen zu bilden bestimmt sind, nehmen fast gleich von Anfang an die abgeplattete Gestalt der gewöhnlichen epidermalen Hornzellen an. Gegen das Ende der Entwicklung ist die Federscheide außerordentlich dünn und besitzt ein homogenes strukturloses Aussehen<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Zuerst wird die Federscheide von zwei oder sogar drei Zellenlagen

Die Veränderungen in den Epidermiswänden, welche die Pulpa umgeben, finden in den die Leisten zusammensetzenden Zellen statt.

Jede Leiste besteht an ihrem Grunde aus einer Masse von Intermediärzellen, welche nach der Peripherie hin von Zellen umgeben sind, welche die Federscheide bilden sollen, hingegen an allen anderen Seiten sind sie von einer Cylinderzellenlage begrenzt. Höher nach oben beginnen diese Intermediärzellen sich in die Länge zu strecken, in einer der Längsachse des Federkeimes parallelen Richtung. Die Längenzunahme jeder Zelle geschieht nicht auf Kosten ihrer Breite sondern rührt von einem Wachsthum in der Zellsubstanz her. Die Breite nimmt während dieses Processes nur wenig ab. Die feinen Ausläufer der Zellen scheinen durch Intercellularsubstanz mit einander verbunden zu sein, und so verursacht die Längenzunahme der einzelnen Zellen ein entsprechendes Längenwachsthum des ganzen Federkeimes<sup>1</sup>. Am deutlichsten sieht man die Wirkung dieser Längenzunahme darin, dass die Kerne, welche an der Basis der Leisten von wenig Zellsubstanz umgeben dicht an einander liegen, in den oberen Gegenden derselben weit von einander zu liegen kommen, da wo die große Masse jeder Leiste aus Zellsubstanz besteht (vgl. Fig. 6, 8, 9).

Die Veränderungen, welche zu derselben Zeit in der Cylinderzellschicht stattfinden, sind ebenfalls beachtenswerth. Wie wir gesehen haben, erstreckt sich diese Schicht aufwärts innerhalb des wachsenden Federkeimes und begrenzt die Leisten und Rinnen an ihrer Innenseite. Die Zellen scheinen jedoch nur passiv nach oben getragen zu werden und wenn die Intermediärzellen an Länge zunehmen, werden die Cylinderzellen ausgestreckt, bis schließlich diese Schicht wenig mehr als ein mit Kernen punkirtes Protoplasmahäutchen<sup>2</sup> bildet, welches die Intermediärzellenleisten von dem Pulpa-

---

gebildet, und ist von merklicher Dicke. Schließlich aber ist sie nicht einmal ein Drittel so dick. Die Dickenabnahme kann der großen Längenzunahme zugeschrieben werden, welche die Federscheide erfahren muss, um das Wachsthum der einwärts gelegenen Theile zu ermöglichen (s. unten).

KLEE bildet die Federscheide der Dunenfeder als ausschließlich aus der Epitrichialschicht bestehend ab. Dem ist nicht so.

<sup>1</sup> LWOFF sagt, dass die Hornzellen in der Rindensubstanz der Feder mit einander durch ihre verjüngten Enden verbunden sind: »die Verbindungsflächen sind uneben und mit äußerst feinen Fortsätzen wie mit Zähnen versehen«.

<sup>2</sup> Es scheint die Cylinderzellenschicht in etwa diesem Stadium gewesen zu sein, welche STUDER für die sog. homogene Grenzschicht hielt, und welche ihm die Zellnatur dieser Grenzschicht bewies. Eine solche Grenzschicht habe ich bei der Dunenfederpapille nicht beobachten können.

gewebe scheidet. Zu derselben Zeit breitet sich die Cylinderzellenschicht allmählich zwischen den Intermediärzellen jeder Leiste und der Federscheide aus (siehe Fig. 7), bis die Intermediärzellen jeder Leiste durch das Dazwischentreten der Cylinderzellenschicht von den Intermediärzellen der Federscheide vollkommen getrennt werden. Auf diese Weise entstehen aus den ursprünglichen Längleisten eine Anzahl von Säulen von Intermediärzellen. Jede dieser Säulen ist in eine dünne Zellenlage eingeschlossen und durch dieselbe an die Wände der Federscheide befestigt in derselben Weise, wie der Verdauungskanal an die Körperwände durch das Peritoneum. Somit erstreckt sich die Pulpahöhle fast vollkommen um diese Säulen herum, welche nichts Anderes sind als Strahlen der zukünftigen Dauenfeder.

Es wurde bemerkt, dass die Veränderungen in den Epidermiswänden des Federkeimes Hand in Hand mit den bereits beschriebenen Veränderungen im Bau der Pulpa gingen. Die nahen Beziehungen zwischen der Längenzunahme der Intermediärzellen und der Erweiterung im Intercellularraum des Pulpagewebes fallen sofort dem Auge auf. Das Pulpagewebe könnte gleich der Cylinderzellenschicht scheinbar ausgebreitet werden durch das Wachstum der Intermediärzellen. In der That scheinen die Bilder, welche während dieses Stadiums sich darbieten, die Ansicht zu rechtfertigen, dass die Vermehrung der Pulpazellen nur in einem bestimmten Bezirk in der Nähe des Grundes des Federkeimes stattfindet, welcher dem Bezirke der Epidermiszellvermehrung entspricht, und dass die Schnelligkeit der Zellvermehrung in der Pulpa und Epidermis gleich ist. Dies würde erklären wesshalb, so lange das Wachstum des Federkeimes vollkommen von der Zellvermehrung bedingt wird, die Pulpa überall aus einer Masse eng an einander gepresster Zellen besteht, wesshalb dagegen, sobald dieses Wachstum durch das Längenwachstum der Intermediärzellen bedingt wird, das Pulpagewebe, in der Gegend, wo diese Zunahme stattfindet, entsprechend lockerer wird.

Welches auch der Weg sei, auf dem diese Lockerung des Pulpagewebes zu Stande kommt, so muss doch die Rolle, welche sie spielt von außerordentlicher Wichtigkeit sein, da sie die Möglichkeit gewährt, dass die in Entwicklung begriffenen Strahlen zu einer Zeit mit Plasma versorgt werden, wo die wachsenden Zellen einen großen Anspruch auf Nahrungsmaterial machen. Hier sehen wir die wirkliche Funktion der Pulpa als eines nutritiven Organs in vollkommener Thätigkeit.

Alle diese Veränderungen, das Wachstum der Intermediärzellen,

die Ausbreitung der Cylinderzellen und des Pulpagewebes und die Trennung der Intermediärzellensäulen von der Federscheide, beginnen am Scheitel und schreiten allmählich nach unten gegen den Grund fort.

Noch ein anderer Process muss durchgemacht werden, ehe die Intermediärzellensäulen zu Dunenstrahlen werden. Das ist die Verhornung. In die Details dieses Processes bin ich nicht eingegangen, aber nach Lwoff, welcher die Entwicklung der Hornzelle in der Rindensubstanz der Feder beobachtete, würde es scheinen, dass eine Streifung in den in Verhornung begriffenen Zellen auftritt, zuerst an den beiden Enden und dann fortschreitend zur Mitte. Der »Streif« zeigt eine in Entwicklung begriffene »Fibrille« an, in welche die völlig ausgebildeten Hornzellen bei Behandlung mit Kalilauge zerlegt werden können. Somit besteht nach Lwoff die Verhornung in einer Differenzirung des Zellprotoplasmas in eine Anzahl von parallelen Hornfibrillen, welche durch eine Zwischensubstanz fest mit einander verbunden bleiben, und in deren Mitte der Kern seine Lage beibehalten kann.

Wir müssen jetzt etwas zurückgehen, um den Entwicklungsengang in demjenigen Theil des Federkeimes zu untersuchen, welcher unmittelbar unterhalb der Hautoberfläche liegt. Es muss daran erinnert werden, dass die Längsleisten, sobald sie sich in den Federkeimgrund erstrecken, an Umfang abnehmen. Die Grenze, bis zu welcher diese Verkleinerung stattfinden kann, ist großem Wechsel unterworfen; jedoch in dem Falle, welchen wir als typisch betrachten können, verschwinden die Leisten vollkommen; und wenn die Verhornung diesen basalen Theil des Federkeimes erreicht, dann wird ein kurzer horniger Cylinder gebildet, welcher mit dem Grunde der Strahlen in Zusammenhang steht. Dieses cylindrische Gebilde ist die sogenannte Spule. An ihrer Bildung nehmen alle Zelllagen Theil, welche von der Schleimschicht der Feder stammen, sowohl die äußeren, welche denjenigen entsprechen, die oben die Federscheide bilden, als die inneren, welche denjenigen entsprechen, die oben die Strahlen bilden; nur die Cylinderzellenlage bleibt unverhornt um die Palpa herum.

Solch' eine typische Dunenspule ist jedoch bei der Taube nicht sehr häufig. Gewöhnlich verschwinden die Leisten nicht vollkommen, obgleich sie eine bedeutende Verminderung ihrer Größe erfahren. So ist es bei den gutentwickelten Dunen, welche den Kontoureffern des Rückens vorangehen. Hier sind die Leisten durch die ganze Spule gut erkennbar (siehe Fig. 10), jedoch werden sie hier nicht von einander oder von der Federscheide getrennt, dagegen bei den Dunen, welche den Schwunghedern vorangehen, ist dieser Process

weiter fortgeschritten und die Leisten werden vollkommen in Säulen zerlegt, obgleich diese Säulen mehr oder weniger lose mit ihren äußeren Flächen an die Federscheide befestigt bleiben.

Wenn die Spitzen der Dunenfedern ihre vollkommene Entwicklung erlangt haben, beginnt die Cylinderzellenlage sich hinter und zwischen die Strahlen zurückzuziehen und indem dieser Process von oben nach unten fortschreitet, bildet bald die Cylinderzellenlage zusammen mit der eingeschlossenen Pulpa eine einfache cylindrische Säule, welche ganz innerhalb des Strahlenkreises liegt. Das Pulpagewebe ist zu dieser Zeit sehr dünn, und wird augenscheinlich allmählich absorbirt; wenn die Verhornung der Federscheide und der Strahlen zu Ende geht, so scheint die Cylinderzellenlage sich gänzlich von denselben zu trennen und in Folge gewisser, ihr innewohnender Elasticität zusammenzuziehen, bis sie nicht mehr dem Widerstand entgegentreten kann, welchen das eingeschlossene Pulpagewebe ausübt. An einem Punkte jedoch, zwischen je zwei Strahlen, bleibt die Cylinderzellenlage mit der Federscheide durch ausgezogene Zellfortsätze verbunden, wie diese im Querschnitt erscheinen (s. Fig. 11). Diese Zellfortsätze sind aber in Wirklichkeit Längslamellen. So wird durch diese Lamellen der Raum zwischen der Pulpasäule und der Federscheide in eine Reihe von Längsabtheilungen getheilt, deren jede von einem Strahle eingenommen wird. Das ist der Anfang eines Processes, welcher zu einer vollkommenen Zurückziehung der Pulpa und der Cylinderzellenlage, d. h. der ganzen Cutispapille vom Federkeim führt.

In den oberen Theilen des Federkeimes konnte ich diesen Process nicht ganz genügend verfolgen, da er kurz vor dem Verlust der Federscheide mit beträchtlicher Geschwindigkeit vor sich zu gehen scheint. In der Gegend der Dunenspule aber ist der Process leicht zu verfolgen, weil er erstens langsamer von statten geht und zweitens die Cylinderzellenlage während der Zurückziehung bedeutend an Dicke zugenommen hat. Hier wird eine Reihe von konischen hornigen Kappen gebildet, jede unterhalb und theils innerhalb der anderen, und an ihren Spitzen durch eine hornige Faser mit einander verbunden (s. Fig. 12). Diese Kappen scheinen auf folgende Weise zu entstehen: Das Pulpagewebe wird fortwährend am obersten Ende absorbirt, und die Cylinderzellenlage, welche eine gewisse Elasticität besitzt, zieht sich gleichmäßig zusammen. Wie sie sich zusammenzieht, nimmt sie an Dicke zu und wie sie an Dicke zunimmt, beginnt sie an ihrer Oberfläche eine Lage von Zellen zu

bilden, welche bald das Aussehen von verhornenden Zellen annehmen. Die Steifheit dieser oberen verhornenden Schicht gebietet eine Zeit lang der weiteren Zusammenziehung der Cylinderzellenlage Einhalt: aber wenn die obere Schicht fertig ist, trennt sich die untere von ihr ab und zieht sich wieder zusammen, zuerst rasch — bis das Gleichgewicht zwischen der Elasticität der Cylinderzellenschicht und dem Widerstand des Pulpagewebes wieder hergestellt wird — und dann langsamer, bis sie wieder einen gewissen Grad von Dicke erreicht hat und der Process von Neuem sich wiederholt.

Die Cylinderzellenlage trennt sich zuerst von den Seiten der Spule ab und dann von der Innenfläche der Hornkappen, von unten nach oben, bis sie schließlich nur durch einen ausgezogenen protoplasmatischen Fortsatz mit der Unterfläche des Scheitels der eben vollendeten Kappe verbunden ist. Dieser Fortsatz lässt die hornige Faser hervorgehen, welche die Spitzen der auf einander folgenden Kappen verbindet. Die Höhlung unterhalb jeder Hornkappe scheint zuerst mit Plasma erfüllt zu sein, welches später allmählich verdunsten muss. Auf diese Weise werden von Zellen der Cylinderzellenschicht die hornigen Gebilde erzeugt, welche über der sich zurückziehenden Pulpa auftreten und in der Spule die sogenannte Federseele aufbauen. Die Zellen der Cylinderzellenschicht werden während der Zusammenziehung, welche diese Schicht erfährt, aus ihren Stellen verdrängt und so lassen sie diese Gebilde entstehen und nicht etwa dadurch, dass sie neue Zellen produciren.

Mit dem Rückzuge der Pulpa und der vollendeten Verhornung aller Theile nimmt die Entwicklung der Nestlingdunen ein Ende.

Bald nach dem Ausschlüpfen fällt die Federscheide ab, die dünnen hornigen Gebilde, welche durch die sich zurückziehende Cylinderzellenlage gebildet wurden, fallen weg und die Strahlen breiten sich über die Hautoberfläche aus. Zur selben Zeit scheinen die äußeren Epidermisschichten der Haut, welche mit dem Grunde der Federscheide in Zusammenhang stehen, abgeworfen zu werden, und es erscheint ein Spalt auf dem äußeren Ende der einheitlichen kontinuierlichen Schicht verhornter Zellen, welche die mittlere Lage der Einsenkung des Federkeims bildeten. Dieser Spalt erstreckt sich nach unten und lässt die Höhlung der Federtasche hervorgehen. Damit schließt die Entwicklungsgeschichte der Nestlingdunen bei der Taube.

Bei dem Hühnchen sind die einfachen hornigen Strahlen der Taube durch complicirtere Gebilde ersetzt, welche aus einer Rinden-

und einer Marksubstanz bestehen und mit Nebenstrahlen versehen sind; und bei der Ente ist die Sache noch complicirter, indem einige Strahlen in der Nähe ihrer Basis mehr oder weniger mit einander verbunden werden und einen kurzen und dünnen Schaft bilden. Wie diese Veränderungen entstehen, soll später behandelt werden. Jetzt gehen wir zu der Entwicklung der definitiven Feder über.

## 2. Die Entwicklung der definitiven Feder.

Das in die Haut eingesenkte Ende des Dunenfederkeimes kommt, nach Bildung der Dunenspule, nicht zum Abschluss, sondern indem es sich erweitert und eine größere Pulpahöhlung umschließt (s. Fig. 12) schreitet es immer tiefer in die Schichten des Derma. Dadurch wird — noch vor dem Verlust der Dunenfederscheide oder dem Rückzuge der Dunenpulpa — der definitive Federkeim als ein nach unten gerichteter Fortsatz des Grundes des Dunenfederkeimes gebildet. Somit hängen die Wände des definitiven Federkeimes mit den Wänden des Dunenfederkeimes und die Pulpa des definitiven Federkeimes mit der Pulpa des Dunenfederkeimes zusammen.

Der definitive Federkeim ist von Anfang an breiter als jener der Dune. Nachdem die nach unten gerichtete Einsenkung die Dunenspule gebildet hat, erweitert sie sich und lässt die eingeschlossene Pulpahöhlung fortwährend an Größe zunehmen. Wenn jedoch die Grenze des nach unten gerichteten Wachstums erreicht ist, nähern sich die Ränder der »wachsenden Krempe« einander noch einmal, bis schließlich nur eine verhältnismäßig schmale Öffnung am Grunde des Federkeimes zurückbleibt. Diese Öffnung ist der »Umbilicus« oder »Nabel« und durch ihn gehen die Blutgefäße, welche in der Pulpa sich in Capillaren auflösen und die wachsende Federpapille mit Nahrung versehen<sup>1</sup>. Somit ist die Gestalt des definitiven Federkeimes zu dieser Zeit die eines Kegels mit abgerundetem Grunde (s. Fig. 13).

Wir erinnern uns, dass die wachsende Krempe, wie sie sich nach unten erstreckte, um die Dunenspule zu bilden, drei Zelllagen hervorgehen ließ. Während sie jetzt weiter nach unten auswächst, um den definitiven Federkeim zu bilden, behält sie noch dieselben drei Lagen bei. Sobald mit dem Verlust der Dunenfeder-

<sup>1</sup> Die Blutgefäße der Pulpa stehen weder bei dem Dunenfederkeim noch bei dem definitiven Federkeim in irgend einer bestimmten Beziehung zu den Längsfurchen, wie manohmal behauptet worden ist.

scheide der Spalt in der mittleren Schicht der Hornzellen auftritt, so erstreckt er sich schnell nach unten und trennt so die Wände des definitiven Federkeimes von dem, was wir jetzt als Federfollikel zu unterscheiden haben. Das Auftreten des Spaltes erfolgt bei der Schwungfeder ungefähr dann, wenn die zur Bildung des definitiven Federkeimes entstandene Einsenkung ihre Grenze erreicht hat. Der Federfollikel wird also von der äußersten Lage, die sich von der wachsenden Krempe ableitet, und der äußeren Hälfte der mittleren Lage gebildet. Erstere bildet die Schleimschicht des Follikels und hängt oben mit der Schleimschicht der Haut und unten mit der Schleimschicht des Federkeimes zusammen. Letztere bildet die Hornschicht des Follikels und hängt oben mit den Hornschichten der Epidermis der Haut und unten mit der in Entwicklung begriffenen Federscheide zusammen (vgl. Fig. 13).

Die innere Hälfte der mittleren Schicht der Einsenkung, jene welche die Federscheide bildet, ist jedoch nicht vollkommen durch den Spalt von der äußeren Hälfte getrennt, welche einen Theil des Follikels bildet; aber beide sind während der frühen Entwicklungsstadien locker durch Hornfasern mit einander verbunden (s. Fig. 14). Diese scheinen von der Oberfläche des Follikels abgerissen zu werden; während der Federkeim nach oben wächst. In der späteren Entwicklung scheint die Federscheide immer vollständiger von dem Follikel getrennt zu werden, bis schließlich die glatte äußere Oberfläche der Spule nicht die geringste Verbindung mehr mit den Wänden des Follikels zeigt. Somit entsteht der Federfollikel nicht, wie man vermuthete, als eine einfache Einstülpung, sondern es entsteht zuerst eine solide Einsenkung, in welcher die Höhlung des Follikels Anfangs als ein einfacher Spalt auftritt. Sogar dann ist die Trennung des Follikels von dem Federkeim einige Zeit noch unvollkommen, und nur zum Schlusse der Entwicklung finden wir einen vollkommen abgegrenzten Follikel.

Der Dermalüberzug des Follikels, der Federbalg, entsteht auf folgende einfache Art. Sobald sich die Einsenkung zur Bildung der Dunenspule und des definitiven Federkeimes nach unten ausdehnt, drängt sie die »Pars papillaris« des Derma vor sich her, welche auf diese Weise eine Tasche bildet, in welche die Einsenkung vom ersten Anfang an eingeschlossen ist. Die Zellen, welche diese Tasche zusammensetzen, lassen in der die Dunenspule umgebenden Gegend Fasern hervorgehen, welche fast ausschließlich cirkulär angeordnet sind (s. Fig. 10, 12); dagegen sind gegen das tiefere Ende des Feder-



follikels die Fasern mehr in Längsrichtung angeordnet. Der Federbalg ist an seinem untersten Ende von Blutgefäßen durchbohrt, welche nach dem Umbilicus gehen. Die Folge also der nach unten gerichteten Einwachsung ist die Erzeugung des Federfollikels und die Verlegung des Grundes der in Entwicklung begriffenen Feder in eine beträchtliche Tiefe unterhalb der Hautoberfläche.

Nach der Beschreibung des Federfollikels können wir uns zu dem Federkeim wenden, welcher von ihm eingeschlossen wird. Wir haben gesehen, dass die Längsleisten sich nach unten in die Einsenkung des Keimgrundes der Dunenfeder erstrecken. In der Gegend der Dunenspule nimmt der Process der Leistenbildung in einem größeren oder geringeren Grad ab, oder kann sogar gänzlich aufhören; aber sobald wir die Spitze des definitiven Federkeimes erreichen, finden wir ihn noch einmal in vollem Gange. Wie erwähnt, ist die Art der Leistenbildung im definitiven Federkeim verschieden von der, die wir bei der Dune gesehen haben. In der Dune sind die Wände am Grunde des Federkeimes dünn und die Leisten erscheinen als Verdickungen dieser Wände. Im definitiven Federkeim dagegen bekommen die Wände auf einmal, unmittelbar über der wachsenden Krempe, eine bedeutendere Dicke, und wenn wir von diesem engen, basalen Theil des Federkeimes unmittelbar um den »Umbilicus« herum, zu dem direkt darüber gelegenen breiteren Theil übergehen, so finden wir diese dicken Wände in eine Anzahl von Parallelleisten getheilt.

Die Leisten werden auf folgende Weise gebildet: Die Cylinderzellen erfahren eine Vermehrung in horizontaler Richtung (d. h. in der Ebene des Querschnittes durch den Federkeim) und bilden eine Reihe von parallelen Falten, welche sich nach außen zwischen die Intermediärzellen erstrecken. Zu derselben Zeit werden die Intermediärzellen in eine Reihe von parallelen Gruppen getrennt, wobei jede Gruppe zwischen je zwei Falten der Cylinderzellenlage liegt. Ob die Intermediärzellenlage von den Falten der Cylinderzellenlage zerlegt wird oder ob die Cylinderzellenlage sich bloß zwischen den Intermediärzellen ausbreitet, während diese letzteren sich in Gruppen anordnen, lasse ich dahingestellt. Wahrscheinlich ist das Letztere die richtigere Auffassung.

Kehren wir zurück zu dem Punkt, wo die Dunenspule in die Spitze der definitiven Feder übergeht. Zuweilen gehen die Leisten, welche oben die Dunenstrahlen hervorgehen ließen, nach unten direkt in diejenigen Leisten über, welche die obersten der definitiven Feder-

strahlen<sup>1</sup> oder Äste bilden. Wenn wir bei einer in Entwicklung begriffenen Schwungfeder, welche gerade die Dune aus der Haut in die Höhe hebt, die Hornscheide abkratzen, welche die Wurzeln der Dunenstrahlen zusammenhält und damit den oberen Theil der definitiven Federscheide, dann sehen wir gewöhnlich, dass hier und da zwei oder drei Dunenstrahlen an ihren Wurzeln verschmolzen sind und dass dieser verschmolzene Theil wieder in eine Anzahl von definitiven Federstrahlen sich auflöst, gewöhnlich in eine größere als die Zahl der Dunenstrahlen beträgt, welche ihn bildeten. Auch findet man leicht einen einzelnen Dunenstrahl, welcher sich in zwei definitive Federäste theilt. Sogar bei vollkommener Verschmelzung der Dunenstrahlen und Bildung einer typischen Spule kann man oft sehen, dass diese sich an ihrem tieferen Ende in vier oder fünf große Theile auflöst, welche erst allmählich sich zertheilen, um die definitiven Federäste zu bilden. Wir können thatsächlich jeden Übergang wahrnehmen zwischen der typischen cylindrischen Dunenspule und der direkten Fortsetzung der Dunenstrahlen in eine gleiche Anzahl von definitiven Federästen (s. Fig. 13, 14).

An der unterhalb der Region der Dunenspule beginnenden Erweiterung des definitiven Federkeimes bemerken wir, dass die Fortsetzungen der Leisten, sobald sie diesen breiteren Theil erreichen, sich nicht gleichmäßig über dessen Oberfläche ausbreiten, sondern auf eine Seite der Federkeimwände übergehen, so dass sie auf der entgegengesetzten Seite einen von Leisten freien Raum lassen. Die Seite, auf welche die Leisten sich ausdehnen, bildet die obere oder äußere Seite der zukünftigen Feder und soll kurz als die dorsale, die entgegengesetzte als ventrale Seite bezeichnet werden.

Im Centrum der dorsalen Oberfläche beginnen die Leisten mit einander zu verschmelzen und lassen so die Spitzen des Schaftes entstehen<sup>2</sup>. Zu derselben Zeit werden neue Leisten auf der ven-

<sup>1</sup> Einige Autoren, unter Anderen KLEE, sprechen von den Strahlen und Nebenstrahlen der Dunenfeder, wenden aber auf diese Gebilde bei der definitiven Feder die Ausdrücke Äste resp. Strahlen an, wie sie von NITSCH gebraucht wurden. Dieser doppelte Gebrauch des Ausdrucks »Strahlen« führt zu Verwechslung; da aber der Ausdruck Dunenstrahlen so allgemein gebraucht ist, so schlage ich vor, zur Bezeichnung der »Rami« die Ausdrücke »Strahlen« und »Äste« als Synonyma zu wählen und zur Bezeichnung der »Radii« »Nebenstrahlen« zu brauchen. Bei der Identität der Gebilde der Dune und der definitiven Feder liegt kein Grund zum Gebrauche verschiedener Ausdrücke vor.

<sup>2</sup> Die oberste Spitze des Schaftes wird bei der Taube wie auch bei Dromas.  
Morpholog. Jahrbuch. 15.

tralen Seite gebildet und von nun an erscheint fortwährend auf dieser Seite eine Anzahl von neuen Leisten, während dem entsprechend auf der dorsalen Seite mehr und mehr Leisten in die centrale Leiste übergehen, welche den in Entwicklung begriffenen Schaft darstellt. Anstatt nun wie bei der Dune einen Längsverlauf zu nehmen, biegt sich jede Leiste schief abwärts und geht dabei allmählich in spiraligem Verlauf von der ventralen Wand auf die dorsale Seite über, bis sie den Schaft erreicht. Jede Leiste ist am schmalsten an der ventralen Wand, wo sie beginnt und wird allmählich größer, so wie sie sich abwärts und dorsalwärts wendet.

Wir betrachten jetzt jene Veränderungen in jeder Leiste, welche zur Differenzirung der Intermediärzellen in Rinden- und Marksubstanz und zur Bildung der Nebenstrahlen oder Radii führen. In jedem Querschnitt eines definitiven Federkeimes sind die Leisten nicht nur zahlreicher als die Leisten in einem entsprechenden Schnitt eines Dunenfederkeimes, sondern auch schmalere und höher. Anfangs bestehen diese Leisten aus einer Masse gleichartiger Intermediärzellen (s. Fig. 17) aber bald zeichnen sich die äußersten dieser Zellen auf jeder Seite einer Leiste vor den übrigen dadurch aus, dass sie hoch und cylinderförmig werden (s. Fig. 19). Nach kurzer Zeit werden diese hohen cylindrischen Intermediärzellen von den übrigen durch zwei Längsfurchen getrennt, welche mit ihrem Querschnitt die äußere Hälfte oder über zwei Drittel jeder Leiste einnehmen (s. Fig. 19). Längs des inneren Randes jeder Leiste wird diese äußerste Intermediärzellenschicht nicht von den tieferen Zellen getrennt und ihre Zellen werden auch nicht cylindrisch. Somit können wir von jeder Leiste sagen: sie besteht aus einem Körper, welcher an seinem inneren Ende am dicksten ist und gegen die Federscheide hin etwas dünner wird und aus zwei Flügeln, die am innersten dicksten Ende des Körpers befestigt sind. Der Körper bildet einen Strahl oder Ramus der in Entwicklung begriffenen Feder und die die Flügel zusammensetzenden Zellen die Nebenstrahlen oder Radii.

Die am meisten central gelegenen Intermediärzellen, welche den Körper jeder Leiste bilden, vergrößern sich jetzt und lassen eine doppelte Reihe äußerst breiter, unregelmäßig geformter Zellen entstehen (s. Fig. 20). Diese Zellen scheinen auf einander einen Druck auszuüben und jede erhält allmählich eine mehr oder weniger poly-

---

maeus und der Ente von zwei gleichwerthigen Leisten zusammengesetzt (s. Fig. 15).

gonale Gestalt, wobei ihre Wände sich eng jenen der benachbarten Zellen anlegen. Endlich scheint das Protoplasma sich an der Peripherie der Zellen anzusammeln, so dass jede Zelle ein hohles Gebilde darstellt, dessen Inneres wahrscheinlich mit Flüssigkeit erfüllt ist. Jetzt beginnt ein Verhornungsprocess in der jede Zelle abschließenden Protoplasmalage und nach der Vollendung dieses Processes sind die einander anliegenden Wände der Nachbarzellen nicht mehr deutlich von einander unterscheidbar. Jeder Zellraum ist jetzt von den ihm zunächst liegenden durch eine anscheinend homogene Hornscheidewand getrennt. An den Stellen aber, wo drei dieser Scheidewände sich treffen, bleiben oft schmale Intercellularräume und an diesen Punkten sehen wir die anscheinend homogenen Hornscheidewände sich in zwei Schichten scheiden. Ihr Aussehen lässt darauf schließen, dass sie in Wirklichkeit aus zwei verschmolzenen oder eng einander anliegenden Lagen bestehen, mit möglichst wenig Intercellularsubstanz. Auf diese Weise wird die Marksubstanz des Strahles gebildet; sie hat ihren Namen von der Ähnlichkeit mit der Marksubstanz der Pflanzen.

Die mehr peripher liegenden Intermediärzellen, welche den Körper der Leiste bilden, wandeln sich allmählich in abgeplattete Hornfasern um und bilden die sogenannte Rindensubstanz. Da, wo die Rindensubstanz in die Marksubstanz übergeht, erkennen wir Übergangsformen, welche zeigen, dass die Markzellen stark modificirte Hornzellen sind (s. Fig. 20). Die Modifikation besteht in einer bedeutenden Größenzunahme des centralen Raumes, welcher in verhornten Zellen den Kern enthält, zusammen mit einer Veränderung in der Gestalt der Zelle.

Unterdessen sind die Intermediärzellen, welche die »Flügel« zusammensetzen, immer tiefer und tiefer gertücht, was dadurch zu Stande gebracht wird, dass die inneren Ränder jeder Zelle einwärts in die Höhlung der Furche wachsen (s. Fig. 20). Der Kern behält seine ursprüngliche Lage bei und scheint von jetzt an an dem äußeren dickeren Rande der Zelle zu liegen. Während seines Wachstums biegt sich der innere Rand allmählich um, so dass der durch das Einwachsen gebildete Theil der Zelle schließlich auf der dem Centrum des Federkeimes zugekehrten Seite konkav wird.

Diejenigen Zellen in jedem »Flügel«, welche dem Befestigungspunkt an dem »Körper« zunächst liegen, sind zuerst senkrecht zu der Seite der Leiste gerichtet. Aber sie verändern allmählich ihre Lage, bis schließlich jene Zellen, welche dem »Körper« zunächst

liegen, mit der Seite der Leiste vollständig parallel sind. Diese Lageveränderung scheint von einer Abplattung des inneren Leistenrandes herzurühren. Hier muss auch erwähnt werden, dass einige der Zellen am Außenrande jedes »Flügels« nicht, wie die übrigen, sich verändern, sondern ihre frühere runde Gestalt behalten.

Während dieser Veränderung verlieren die in die Tiefe gewachsenen abgeplatteten Zellen, welche die Flügel zusammensetzen, allmählich ihre Verbindung unter einander; jede dieser Zellen entspricht dem Querschnitt eines besonderen Nebenstrahles. Die Zelle am Befestigungspunkte jedes Flügels liegt am Grunde eines Nebenstrahles, wo derselbe sich mit dem Strahl vereinigt; dagegen liegen die äußersten Zellen des Flügels, welche, wie bemerkt, rund bleiben, an den Spitzen anderer Nebenstrahlen, die weiter unten in den Strahl übergehen (s. Fig. 22, 23).

Fig. 24 stellt schematisch die Ausbreitung der Nebenstrahlen dar, wenn die Strahlen frei werden. Dagegen zeigt Fig. 25 einen Strahl einer vollkommen entwickelten Feder<sup>1</sup>. Wir sehen jetzt, dass die vertieften Zellen, welche den Basaltheil jedes Nebenstrahles zusammensetzen, ein plattenartiges Gebilde darstellen, welches der Luft Widerstand bieten soll; dagegen lassen die Zellen an der Spitze, welche im Querschnitt rund aussehen, ein stäbchenartiges Gebilde entstehen; dieses hat zur Aufgabe, sich mit den gleichartigen stäbchenförmigen Enden der Nebenstrahlen des anliegenden Strahles zu verbinden und hierdurch die innige Verbindung herzustellen, welche wir zwischen allen Theilen der Feder vorfinden. Wie diese stäbchenartigen Enden der Nebenstrahlen mit einander verbunden werden, ist leicht zu erklären. Wie in Fig. 25 gezeigt, entwickeln die Zellen an den äußeren Enden der Nebenstrahlen der vorderen Reihe — das sind die gegen die Spitze der Feder gerichteten Nebenstrahlen — abwärts gerichtete Fortsätze mit hakenförmigen Enden, die sogenannten »Häkchen«. Wenn die Nebenstrahlen sich ausbreiten, kreuzen die stäbchenartigen Enden jeder vorderen Reihe diejenigen der hinteren Reihe des vorhergehenden Strahles in rechten Winkeln; dabei gehen jene der vorderen Reihe über die der hinteren hinweg. Die Häkchen der vorderen Reihe werden jetzt zwischen die stäbchenartigen häkchenfreien Enden der hinteren Reihe eingefügt und

---

<sup>1</sup> Meine Beobachtungen über die Entwicklung der definitiven Feder wurden hauptsächlich an den Schwungfedern von Kanarienvögeln gemacht. Die früheren Entwicklungsstadien wurden aber auch bei der Taube beobachtet.

umfassen diese. Auf diese Weise werden beide Reihen der Nebenstrahlen fest mit einander verbunden.

Die Zellen, welche Strahl und Nebenstrahl zusammensetzen, wachsen, abgesehen davon, dass sie, wie wir eben gesehen haben, ihre Form verändern, auf dieselbe Weise in die Länge, wie die Zellen der Dunenstrahlen. Dieses Wachstum der Äste scheint dadurch bewerkstelligt zu werden, dass die Spitzen sich gegen einander pressen und sich längs der ventralen Wand der Federscheide aufwärts erstrecken. Die Cylinderzellenlage erstreckt sich zwischen die in Entwicklung begriffenen Leisten, bis sie die Federscheide erreicht und manchmal, aber nicht immer, scheint sie sich zwischen die Leisten und die Federscheide auszudehnen wie bei der Dune. Die Zellen, welche die Leisten und diejenigen, welche die Federscheide bilden sollen, sind deutlich von einander verschieden, selbst vor dem Beginne der Leistenbildung; und die Intermediärzellen der in Entwicklung begriffenen Strahlen und Nebenstrahlen trennen sich bald von denjenigen, welche die Federscheide bilden. Daher braucht möglicherweise hier nicht wie bei der Dune die Cylinderzellenlage sich zwischen jene Theile auszubreiten.

Nachdem wir den Entwicklungsang in dem oberen Theil des Federkeimes so weit verfolgt haben, wenden wir uns dem Wachsthum des ganzen Federkeimes zu. Dabei erinnern wir uns, dass die Cylinderzellenlage auf ihrem oberen Ende eine Reihe von Hornkappen entstehen lässt, sobald die Pulpa sich von der fertigen Dunenfeder zurückzog. Gegen das untere Ende der Dunenspule werden eine oder zwei starke Hornquerwände gebildet, mehr oder weniger fest mit den Wänden der Spule in Verbindung (s. Fig. 13, 14). Unter der untersten dieser Querwände behält die Pulpa ihre Lage, indem der Resorptionsprocess sistirt scheint. Jetzt beginnt das Aufwärtswachsen des definitiven Federkeimes.

Dieses geschieht zuerst bei den Schwungfedern einige Tage nach dem Verlassen des Eies und die größeren Kontourfedern der verschiedenen »Fluren« erscheinen nur ein wenig später. Wenn diese definitiven Federkeime etwas in die Höhe gewachsen sind, sehen sie wie Stacheln aus, wobei jeder Stachel auf seiner Spitze eine Dunenfeder trägt.

Das Wachstum des definitiven Federkeimes schreitet genau in derselben Weise fort wie das Wachstum der Dune, nämlich durch Zellvermehrung an seinem Grunde; hierbei kombinirt sich eine Zellvermehrung der Epidermis mit dem Wachstum des Federrohres und

eine gleichzeitige Zellvermehrung des Derma sorgt für das entsprechende Wachsthum der Pulpa (Papille). Aber so weit ich beobachten konnte, erreicht die Pulpa nie die volle Länge der definitiven Feder, wie es bei der Dune der Fall ist<sup>1</sup>.

Wenn man von einem der oben erwähnten Stacheln, sobald er eine Länge von etwa drei Zoll (bei der Taube) erreicht hat, die Federscheide abstreift, welche seine äußere Wand bildet, dann kann man sehen, dass die Pulpa nicht mehr bis zur Spitze reicht. Das Innere dieser Spitze wird jetzt von ein oder zwei Hornkappen eingenommen von derselben Art wie die, welche wir bei der Dunenspule kennen lernten. Unter der untersten dieser Kappen finden wir die Pulpa als einen, bei konservirten Objekten weißen Strang. Von den obersten Theilen der Feder, da, wo die Verhornung aller Theile vollendet ist, kann dieser Pulpastrang leicht abgelöst werden, aber wenn wir sie weiter abwärts verfolgen, wird ihre Verbindung mit den Theilen der Feder immer inniger. Sie kann manchmal von dem Federrohr in ihrer ganzen Länge abgezogen werden, aber wenn das geschehen ist, ist die Cylinderzellenlage von den Intermediärzellen getrennt und beide, Federrohr und Pulpa, sind durch diesen Vorgang mehr oder weniger zerrissen worden.

Die Pulpa scheint also sich ziemlich bald von der Spitze der Feder zu trennen, und den Process des Rückzuges und der Hornkappenbildung noch einmal zu beginnen. Das Gewebe der Pulpa scheint an ihrem oberen Ende resorbirt zu werden, während es an ihrem unteren noch aus in Vermehrung begriffenen Zellen zusammengesetzt ist.

Während der Entwicklung der Strahlen und Nebenstrahlen nehmen die Leisten an Dicke zu und in Folge dieser Zunahme werden die zwischen den Leisten befindlichen, von der Pulpa eingenommenen Räume entsprechend verkleinert und die Cylinderzellenlagen auf den Seiten der benachbarten Leisten werden eng an einander gebracht. Schließlich zieht sich, wie bei der Dune, die Cylinderzellenlage aus dem Raum zwischen den vollendeten Strahlen zurück, lässt jedoch hierbei eine Anzahl Zellen zurück (s. Fig. 20, 23). Hier möchte

<sup>1</sup> Hingegen behauptet KLEE, dass es ihm gelungen sei, »ganze Federn mit der ihrer Länge entsprechenden Pulpa zu konserviren«. Aber wie ich schon in dem historischen Theil dieser Arbeit aus einander gesetzt habe, hat KLEE eine ganz irrige Meinung von dem Verhalten des oberen Theiles der Pulpa und scheint diesem Punkt nicht genug Aufmerksamkeit geschenkt zu haben.

ich nicht unerwähnt lassen, dass zu dieser Zeit die Cylinderzellen bei der definitiven Feder viel zahlreicher sind als bei der Dune. Das mag damit zusammenhängen, dass die hornigen Gebilde, welche diese Zellen hervorbringen, über der sich zurückziehenden Pulpa bei der definitiven Feder eine viel wichtigere Rolle spielen und viel stärker gebaut sind als bei der Dunenfeder.

Die durch die Cylinderzellenlage<sup>1</sup> zwischen den Strahlen zurückgelassenen Zellen verhornen allmählich und lassen eine Reihe von Hornscheidewänden entstehen. Diese Scheidewände sind locker mit der Federscheide an ihren äußeren Enden verbunden und vereinigen sich an ihren inneren Enden fest mit den Hornkappen, sobald letztere gebildet werden.

Die Absorption des Pulpagewebes, die Zusammenziehung der Cylinderzellenlage und die Bildung von Hornkappen auf der oberen und äußeren Fläche der letzteren findet eben so statt, wie wir es für die Dunenspule beschrieben haben. Jedoch die hornige Faser, welche, wie wir sahen, die Spitzen der Hornkappen bei der Dunenspule mit einander verbindet, wird nicht mehr gebildet und diese Gebilde sehen jetzt aus wie eine Reihe umgekehrter flachbodiger Becher, die wenig über einander gestülpt sind. Das gestreifte Aussehen der Wände dieser Becher scheint von den oben erwähnten Scheidewänden herzuführen, welche ihnen immer anhaften<sup>2</sup>.

Die Spitze der Feder ist jetzt vollständig, und bald beginnt die Federscheide unmittelbar unter dem Grunde der Dune in Stücke zu zerfallen. Dieses wird wahrscheinlich durch die Bewegung des Vogels verursacht oder sogar direkt durch seinen Schnabel. Die Äste breiten sich jetzt aus und die Hornkappen fallen ab. Die Dunen jedoch behalten für einige Zeit ihre Lage bei, wegen ihres direkten

<sup>1</sup> Ich bezeichne die Cylinderzellenlage als diejenige Epidermiszellenlage, welche sich unmittelbar der Pulpa anlegt. Die im Inneren der Feder entstandenen Horngebilde scheinen ganz aus Zellen zu bestehen, welche einen Platz in dieser Lage besaßen, die aber in Folge der fortwährenden Zusammenziehung der Lage von ihrem Platze verdrängt wurden. Dann verhalten sie sich wie Intermediärzellen und verhornen.

<sup>2</sup> Diese Scheidewände sind zweifellos die von F. CUVIER als »Cloissons transversales« bezeichneten Gebilde. Seine »Membrane striée interne« muss der Hornschicht entsprechen, welche die Wände der oben beschriebenen Becher bildet. Wie oben erwähnt, scheinen die Cylinderzellen sich nicht immer zwischen die Strahlen und die Federscheide auszudehnen. Auf der Ventralfläche jedoch, d. h. um die Spitzen der Strahlen herum, wird oft eine Anzahl Zellen in dieser Lage gefunden. Diese letzteren könnten dann der CUVIER'schen »Membrane striée externe« entsprechen.



Zusammenhangs mit den obersten Ästen. Auf einigen der unter den größeren Federn liegenden definitiven Halbdunen können die Erstlingsdunen noch gefunden werden, wenn die Taube einige Monate alt ist. So habe ich im Monat December drei verschiedene Federn über einander gefunden, eine definitive Halbdune, die eine Erstlingsdune auf ihrer Spitze trug und die selbst aus der Haut hervorgehoben wurde durch eine zweite im Wachsthum begriffene definitive Feder.

Die Federscheide ist auf der Dorsalfläche der Feder, besonders über dem Schaft, viel dicker als anderswo. Das rührt wahrscheinlich davon her, dass die Dorsalfläche der in Entwicklung begriffenen Feder die am meisten exponirte Fläche ist und dass die Federscheide hier leichter zerrissen werden kann, bevor die eingeschlossene Feder vollkommen entwickelt ist.

Wenn einmal das Abfallen der Hornscheide beginnt, so geht es mit dem Wachsthum der Feder gleichmäßig fort. Obgleich also die Hornscheide an ihrem Grunde in demselben Maße wie die Feder selbst und während der ganzen Dauer des Federwachstums wächst, so fallen doch von nun an ihre Wände immer in einer gewissen Höhe über der Haut in Stücke. Das rührt wahrscheinlich vom Vertrocknen her. Jedoch hat SAMUEL gezeigt, dass die Feder eines Vogelflügels noch eingeschlossen in die Federscheide ihre volle Länge erreichen kann, wenn die Nerven des Flügels durchschnitten und der Flügel dadurch bewegungslos gemacht ist. Die Höhe, in welcher die Federscheide normalerweise in Stücke zerfällt, ist bei den verschiedenen Vögeln sehr verschieden; so z. B. fällt bei *Steatornis* die Federscheide in der Höhe der Haut in Stücke und die Strahlen der definitiven Feder scheinen direkt aus der Haut herauszuwachsen.

Wir verfolgen jetzt die Entwicklung des Schaftes nach seiner Länge und beobachten, wie er in die Spule übergeht. Zunächst kann auf Querschnitten die Leiste (oder die beiden verschmolzenen Leisten), welche den oberen Theil des Schaftes bilden wird, von den anderen Leisten unterschieden werden nur durch ihre etwas bedeutendere Größe (s. Fig. 15). Bald jedoch gehen Veränderungen vor sich, welche die Entwicklung dieses Gebildes etwas complicirter machen.

Sobald der Schaft größer wird, kann er nicht mehr wie die Strahlen durch bloße Theilung der Federkeimwände gebildet werden. Die Cylinderzellen auf dem Theile des Federkeimes, wo der Schaft in Bildung begriffen ist, vermehren sich fortwährend und lassen immer neue Intermediärzellen entstehen, nachdem jede andere

Zellvermehrung auf dieser Höhe aufgehört hat. Wenn die tieferen dickeren Theile des Schaftes in Bildung begriffen sind, können wir die Cylinderzellen sich noch vermehren sehen, um die Ventralfläche des Schaftes darzustellen in einer Höhe, in der die dorsale Schaftfläche und die Strahlen bereits der Verhornung unterliegen (s. Fig. 20). Wie also der Federkeim aufwärts wächst, bildet sich allmählich der Schaft als eine Verdickung auf seiner dorsalen Wand; und so wird die dorsale Schaftfläche auf einer niedrigeren Höhe gebildet und befindet sich immer auf einem vorgerückteren Entwicklungsstadium als die ventrale.

Die nächste Veränderung besteht darin, dass die Seiten des Schaftes schneller und früher wachsen als der mittlere Theil und auf diese Weise entstehen zwei Längserhebungen mit einer Vertiefung dazwischen. Bald darauf wird der mittlere Theil ausgefüllt und der Schaft bekommt seine abgerundete Gestalt. Eine weitere Veränderung zeigt sich jedoch, indem der mittlere Theil nicht mehr vollständig bis zur Höhe der Seiten ausgefüllt wird, sondern eine kleine Vertiefung auf der ventralen Fläche des fertigen Schaftes zurückbleibt. Dieses ist die sogenannte Hohlrinne, die in den unteren Theilen des Schaftes tiefer und weiter wird.

Eine Vergleichung der Fig. 19, 20, 26 wird die Entwicklungsweise klar machen. Fig. 26 ist eine etwas schematische Darstellung eines Federkeimes, der längs seiner Ventralfläche geöffnet ist und dessen Pulpa entfernt ist. Wir sehen die beiden Seiten des Schaftes auftreten und allmählich in die Tiefe und Dicke zunehmen im Verhältnis, wie sie in die Höhe steigen. Schließlich wird der Raum zwischen ihnen ausgefüllt mit Ausnahme der verhältnismäßig schmalen Hohlrippengrube. Fig. 19 ist ein Querschnitt in der Höhe, wo die Seiten des Schaftes sich zuerst zu entwickeln beginnen. Fig. 20 stellt einen anderen Querschnitt durch denselben Federkeim weiter oben dar, wo die Seiten vollständig entwickelt sind, wo aber die centrale Masse der Markzellen noch nicht vollkommen ausgebildet ist. Die Cylinderzellen — und hier verdienen sie ihren Namen — welche den Schaft hervorbringen, lassen zuerst runde Intermediärzellen entstehen und diese wandeln sich sekundär entweder in Mark- oder in Rindensubstanzzellen um. Auf diese Weise wird eine centrale Masse von Marksubstanz gebildet, die von allen Seiten von Rindensubstanz eingeschlossen ist. Zu beachten ist, dass der äußere Theil der dorsalen Schaftwand im Bau verschieden ist von der übrigen Rindensubstanz. Die Zellen, welche sie zusammensetzen, lassen während des Verhornungsprocesses eine anscheinend

homogene strukturlose glasige Masse entstehen. Das ist die »Spinalami« früherer Beobachter. Die übrige Rindensubstanz zeigt ein mehr lockeres fibröses Aussehen.

Bevor wir in der Betrachtung der weiteren Veränderungen fortfahren, welche während der Entwicklung der tieferen Theile des Schaftes auftreten, wollen wir einige Schnitte durch die basale Wachstumsregion eines solchen Federkeimes untersuchen, wie er in Fig. 26 schematisch dargestellt wird.

Fig. 16 zeigt einen Schnitt in der Gegend des Umbilicus. Die anscheinende Dicke der Wände rührt theilweise davon her, dass sie hier schräg einwärts gegen den Umbilicus laufen und deshalb in dem Querschnitt etwas schräg getroffen sind. Wir beobachten, dass hier schmale aber zahlreiche Lederhautpapillen sich unregelmäßig zwischen die Epidermiszellen erstrecken. Gehen wir weiter aufwärts, so verschwinden die Papillen und die Pulpa wird an allen Seiten von der Fläche der Cylinderzellenlage eben begrenzt. Die Leisten treten zuerst an den beiden Seiten des Federkeimes auf, indem sie einen ventralen und dorsalen Raum frei lassen (s. Fig. 17). Weiter aufwärts treten mehr und mehr Leisten auf, ventral und dorsal, bis wir zu einer Höhe kommen, welche Fig. 18 darstellt, wo die Leisten sich über den ganzen Umfang ausbreiten und hier ist es, wo die erste Anlage des Schaftes auftritt. Der Grund, wesshalb die Leisten zuerst auf den lateralen Wänden des Federkeimes angetroffen werden, scheint der zu sein, dass sie sich unten zuerst schnell und dann immer langsamer entfalten, jedenfalls nicht so schnell als die Federkeimwände nach aufwärts wachsen. Somit beschreibt die nach unten wachsende Basis jeder Leiste, ehe sie den Schaft trifft, eine Kurve, wie in Fig. 26 dargestellt wird; und deshalb treffen wir, wenn wir eine Reihe von Querschnitten aufwärts verfolgen, zuerst solche Leisten, welche nur die Hälfte ihrer vollen Länge erreicht haben.

Eine Andeutung der Federfollikelhöhlung beobachten wir am Anfange der Schnitte, nur weiter nach oben erscheint sie uns als ein Spalt in der einheitlichen kontinuierlichen Schicht von verhornenden Zellen, welche zwischen der Schleimschicht des Follikels und der Schleimschicht der Feder liegen. Möglicherweise hat KLEE durch diesen Zusammenhang zwischen Feder und Follikel sich irre führen lassen, und so die Schleimschichtlage des Follikels als eine Epitrichialschicht beschrieben und abgebildet; das ist um so eher möglich als er dem Federfollikel keine Aufmerksamkeit geschenkt zu haben scheint. Jedenfalls konnte

ich die Bildung einer Epitrichialschicht im Zusammenhang mit der definitiven Feder nirgends beobachten. Wenn wir die Beziehung der Federscheide zu den Wänden des Follikels betrachten, so sehen wir, dass unmöglich die ganze Federscheide in eine Epitrichialhülle eingeschlossen sein kann. Die Federscheide der Dune hängt größtentheils mit den äußersten Epidermislagen der Haut zusammen. Jedoch steht sie theilweise mit denjenigen Hornzellen in Verbindung, welche die äußerste Lage der Dunenspule bilden. Wenn wir diese letztgenannte Lage weiter abwärts verfolgen, so finden wir, dass sie sich allmählich in Fasern zerlegt, welche auf die Seite des Follikels übergehen und so kommt sie auch endlich mit den äußeren Epidermislagen der Haut in Zusammenhang. Dasselbe geschieht im höheren oder geringeren Grade bei der Entwicklung der definitiven Feder, bis die Bildung der Spule beginnt; mit anderen Worten, die äußersten Lagen der Federscheide setzen sich allmählich in Fasern fort, welche auf die Seite des Follikels übergehen. Wenn dann eine zweite Epitrichialschicht gebildet wäre, müssten wir erwarten, dass sie unter den untersten der Dune angehörigen Lagen auftrete und dass sie an einem gewissen Punkte auf den Federfollikel sich zurückschlage. Das habe ich jedoch nie beobachten können.

Dass die Bildung jener zusammenhängenden Fasern während der späteren Entwicklungsstadien ausbleibt, scheint daher zu kommen, dass die wachsende Krempe jetzt ausschließlich die innerste der drei Lagen hervorgehen lässt, d. h. nur Zellen, welche an der Federbildung Theil nehmen, und ferner davon, dass die Federscheide durch die äußersten dieser Zellen gebildet wird.

Wir kehren jetzt zur Betrachtung des Schaftes zurück. Verfolgen wir die Entwicklung seiner tieferen Theile, so beobachten wir, dass er größer und breiter wird und dass ein immer größerer Theil der Federkeimwände von ihm auf Kosten der Strahlen eingenommen wird. Wir beobachten ferner, dass die Ausbildung der beiden Seiten jener der centraleren Partien mehr und mehr vorangeht, bis sich schließlich die zwei Seiten ventral treffen, ehe der mittlere Theil ausgefüllt ist (s. Fig. 27 A). Hierdurch entsteht eine deutliche Furche an der ventralen Hälfte des Schaftes. Diese ist jedoch in Wirklichkeit durch Hornfasern eingenommen, welche durch die sich zurückziehende Cylinderzellenlage gebildet wurden und ist ventral durch den hornigen Überzug der ventralen Schaftfläche abgeschlossen.

In den tiefsten Theilen des Schaftes wird dieser Process immer ausgeprägter und wenn wir uns der Spule nähern, wird die Pulpa

in zwei Theile getheilt durch die beiden Seiten des Schaftes, welche sich in der Mittellinie treffen. Diese Seiten springen jetzt von den Lateralwänden des Federkeimes ab und der Querschnitt der Spina calami erscheint jetzt als Halbkreis (s. Fig. 27*B*). Die Vereinigung dieser beiden Seiten des Schaftes findet natürlicherweise von oben nach unten statt und so wird die Pulpa entzwei geschnitten wie durch die zwei sich einander nähernden Blätter einer Schere.

Wenn wir den Process noch weiter abwärts verfolgen, finden wir, dass die zwei Schenkel des Schaftes mehr und mehr ventral auf den Federkeimwänden liegen und einen fortwährend zunehmenden Theil der Pulpa einschließen. Fig. 27*C* zeigt einen Schnitt unmittelbar über dem Beginn der Spule. Gerade darunter gehen die wenigen zurückbleibenden, sogenannten Afterstrahlen, welche sich nicht mit dem Schaft vereinigen, direkt in die Spule über. Von nun an treffen sich die zwei Schenkel des Schaftes nicht mehr in der Mittellinie, und in Folge dessen wird die Pulpa nicht mehr in zwei Theile getheilt. Jedoch noch eine kurze Strecke können die zwei Seiten des Schaftes abwärts verfolgt werden auf die ventro-lateralen Wände der Spule, die sog. Markschenkel der Spule (s. Fig. 27*D*), aber allmählich nehmen sie ab und verschwinden schließlich. Man darf nicht meinen, dass die Spina calami der einzige Theil des Schaftes sei, welcher direkt mit den Wänden der Spule zusammenhängt. Überall ist hier ein dünner horniger Überzug über die Innenfläche des Schaftes gebildet, d. h. auf der Fläche, welche der Pulpa anliegt. Dieser überkleidet die innerhalb des Schaftes gebildete Höhle und bedeckt auch seine Ventralfläche. Mark- und Rindensubstanz, welche die große Masse des Schaftes zusammensetzen, werden bei der Spule nicht weiter entwickelt und dieser innere hornige Überzug vereinigt sich mit der äußeren, homogenen, glasigen Lage, welche oben die Spina calami bildete und jetzt einen vollständigen Cylinder, den Calamus, darstellt. Eine Federscheide wird nun nicht weiter gebildet<sup>1</sup>, aber alle Intermediärzellen, welche in diesem Theil auftreten, bilden zusammen einen starken, durchsichtigen Horncylinder. Auf diese Weise entsteht der basale Theil der Feder, die Spule.

Beide Theile der Pulpa, der innerhalb des Schaftes und der ventral zu ihm gelegene, ziehen sich nach unten zurück und lassen

<sup>1</sup> Der Punkt, an welchem die Federscheide in Verbindung mit der Spule tritt, ist immer an dem oberen Ende der Spule zu erkennen, wo der obere Theil der Federscheide sich abgewandt hat.

hornige Kappen entstehen; und ähnliche Gebilde werden innerhalb der Spule gebildet und setzen die sogenannte Federseele zusammen. Anfangs sind die Kappen, welche die Seele bilden, an die Wände der Spule befestigt, aber nach einiger Zeit ziehen sie sich zusammen und trennen sich von jenen Wänden. Gegen den Grund der Spule hin gehen diese Kappen allmählich in starke, hornige Querscheidewände über, wie wir sie in der tieferen Partie der Dunenspule beobachtet haben und unter deren untersten bleibt die Pulpa zurtück, indem der Process der Zurtückziehung und der Resorption aufhört<sup>1</sup>.

Das verjüngte Aussehen des Grundes der Dunenspule ist bloß die Folge davon, dass der Federkeim ganz bis an seinen Grund hinunter verhornt ist, und dass der Federkeimgrund, wie erwähnt, von einem frühen Stadium der Entwicklung an verjüngt ist.

Unter der vollständig entwickelten Feder bleibt eine Cutis- oder Hautpapille (d. h. eine aus Derma und Epidermis bestehende Papille) zurtück. Diese verhält sich ruhig, bis zur Mauserzeit, wächst dann aufwärts, lässt eine neue Feder entstehen und schiebt die alte heraus (s. Fig. 28). Damit schließt die Entwicklung der definitiven Feder.

### 3. Über die Aufeinanderfolge und räumliche Vertheilung der Federn.

Es wurde gezeigt, dass die Federn nach einander als die Produkte einer Anzahl von persistirenden Cutispapillen entstehen. Eine jede solche Papille entsteht zuerst auf der Hautoberfläche und bildet hier die Dunenfeder, bald darauf sinkt sie unter die Haut in einen Federfollikel und lässt hier, vermuthlich während des ganzen Lebens des Vogels, eine Folgereihe von definitiven Federn entstehen. Damit tritt uns die Frage entgegen, ob alle definitiven Federn auf gleiche Weise entstehen, d. h. Nachkommen der Dunenfedern seien, oder ob sich Federn auch unabhängig von den Dunen bilden.

Man kann leicht zeigen, dass allen Schwungfedern, Steuerfedern und den größeren Kontoureffedern der verschiedenen Fluren, Dunen vorangehen, da man sie alle mit einer Dunenfeder auf ihrer Spitze aufsprießen sehen kann. Wenn ferner die Zahl der Dunenpapillen — zu einer Zeit, wo sie zwar deutlich ausgeprägt, aber noch nicht so lang sind, dass sie nicht mehr leicht gezählt werden könnten — auf einem bestimmten Hauttheil festgestellt werden, wie z. B. auf der dorsalen

<sup>1</sup> In der Spule der definitiven Feder, wie in der Spule der Dunenfeder hängen diese Kappen mit einander zusammen.

Halsfläche der Taube, so findet man, dass ihre Zahl annähernd der der definitiven Federn entspricht, welche den entsprechenden Theil der Haut bei der ausgewachsenen Taube einnehmen. Es scheint also kaum zweifelhaft zu sein, dass alle Kontoureffern der verschiedenen Federfluren die Nachfolger von Dunen sind. Dasselbe kann man sagen von den oberen Deckfedern des Flügels, aber einige der unteren Deckfedern scheinen auf den ersten Blick von dieser allgemeinen Regel eine Ausnahme zu bilden. In den zwei Reihen, welche zunächst den Schwungfedern stehen, kann man bei jungen Nestlingen kleine Dunen an den Stellen wahrnehmen, die später von jenen Deckfedern eingenommen werden. Aber diese Dunen fallen gewöhnlich, wenn auch nicht immer, ab, ehe die nachfolgenden definitiven Federn auftreten. Das ist jedoch leicht erklärlich und deutet darauf hin, dass die Verbindung zwischen dem Grunde der Dunen und der Spitze der definitiven Federn aufgehoben wird, ehe das Aufwärtswachsen der letzteren beginnt. Somit wäre in diesem Falle das Wachsthum der Feder verspätet oder besser gesagt, nicht in demselben Maße wie sonst beschleunigt worden.

In der dritten Reihe der unteren Deckfedern sind die Dunen entweder äußerst rudimentär oder werden augenscheinlich überhaupt nicht gebildet; und längs der Stelle, auf der später eine vierte Reihe von sehr kleinen Federn auftritt, kann man an den Nestlingen nie eine Spur von Dunenfedern beobachten. Dennoch kann man die Plätze der in Entwicklung begriffenen Federfollikel als kleine Flecke angedeutet finden, wenn man die Haut sorgfältig mit einer Lupe untersucht. Auch hier treten bei jungen Embryonen Dunenpapillen auf, wie überall anderswo, nur später als über der übrigen Haut; diese Papillen aber wachsen nur kurze Zeit; um dann in ihrer Entwicklung inne zu halten. Wenn der Vogel ausgebrütet ist, gehen diese rudimentären Papillen zu Grunde.

Fig. 29 zeigt einen Längsschnitt durch eine solche rudimentäre Papille kurze Zeit vor dem Ausbrüten und durch die Einsenkung an ihrem Grunde, welche den definitiven Federfollikel entstehen lässt. Wir sehen somit die Papille aus einer soliden Zellmasse bestehen, deren äußerste die Epitrichialschicht ist und ferner, dass das ganze Gebilde mit den äußersten Epidermislagen der Haut zusammenhängt. Es könnte scheinen, dass eine solche Papille zuerst auf die gewöhnliche Weise, aber langsam wachse, und dass ungefähr zu der Zeit, da die Einsenkung am Grunde beginnt, die Pulpa anfängt, sich zurückzuziehen. Die Cylinderzellenlage lässt dann eine solide Masse

von Epidermiszellen entstehen, welche das Innere der Papille ausfüllen. An dem Halse des Follikels sind diese Zellen lockerer angeordnet und einige von ihnen zeigen Spuren von Degeneration. Fig. 30 zeigt einen Schnitt in derselben Region bei einer Taube, welche ungefähr vor 8—10 Tagen ausgeschlüpft ist. Wir sehen, dass die rudimentäre Papille zusammen mit den obersten Epidermis-lagen, an welche sie befestigt war, abgeworfen worden ist und dass die Pulpa sich an den Grund des Follikels zurückgezogen hat. Der Follikel selbst ist auch länger als vorher und hat eine etwas spirale oder korkzieherartige Gestalt gewonnen. Diese Korkziehergestalt zusammen mit der Thatsache, dass die Schleimschichtzellen an dem Halse des Follikels viel cylindrischer sind als anderswo, deutet vielleicht darauf hin, dass das Abwärtswachsen des Follikels von einer Zellvermehrung der Schleimschicht in der Gegend seines Halses herrührt.

In ein oder zwei Fällen habe ich die Dunenpapillen noch rudimentärer gesehen als die Fig. 29 darstellt, und in der That aus nichts weiter bestehend, als einer Verdickung der oberen Epidermis-lagen über dem in Entwicklung begriffenen definitiven Federfollikel. Man kann sich desswegen leicht vorstellen, dass sie in einigen Fällen vollständig verschwunden sind und dass die definitive Feder ihren Ursprung in einer Einsenkung nimmt, an deren Stelle vorher keine Dunenpapille war.

Wir können desshalb die Frage, ob alle definitiven Federn als Nachkommen von Dunenfedern entstehen, mit Folgendem beantworten: Es ist augenscheinlich, dass alle größeren definitiven Federn und die große Mehrzahl aller definitiven Federn als direkte Nachkommen der Dunenfedern entstehen. Bei gewissen Federn, welche erst beträchtliche Zeit nach dem Ausbrüten auftreten, atrophirt die ihnen vorangehende Dune in größerem oder geringerem Maße und es scheint wahrscheinlich, dass sie in einigen Fällen vollständig atrophirt ist. Jedoch ist die Annahme berechtigt, dass, wenn eine definitive Feder entsteht, ohne dass ihr eine Dunenfeder voranging, dennoch eine Dune als Vorläufer bestanden habe.

So weit ich die Entwicklung der Fadenfedern beobachten konnte, entstehen sie immer in Einsenkungen; auch gehen ihnen nie Dunenpapillen voran; aber man scheint hier nicht bezweifeln zu dürfen, dass auch ihnen einmal Dunenpapillen vorangingen, die nur jetzt vollständig atrophirt sind. Wenn also die Dune auch nicht immer der ontogenetische Vorläufer der Feder ist, so hat sie doch als phylogenetischer Vorläufer zu gelten.



Es dürfte hier angemessen sein, einige Worte zu sagen über die Vertheilung der Dunenfedern auf der Hautoberfläche, da diese Vertheilung eine unverkennbare Beziehung zeigt zu jener der definitiven Federn. Gewöhnlich wird behauptet, dass die Dunenfedern gleichmäßig über die Hautoberfläche vertheilt seien und somit eine primitivere Anordnung zeigten, als sie bei dem definitiven Federkleid gefunden wird. Aber das ist weder bei der Taube noch bei dem Hühnchen der Fall.

Bei einem jungen Taubenembryo sind ungefähr am achten Tage der Bebrütung alle Federfluren und Raine des ausgewachsenen Vogels scharf angedeutet, sogar in ihren feineren Details. Wir sehen eine gut ausgeprägte »Rückgratflur«, »Lendenflur«, »Schulterflur«, »Schwanzflur«, »Flügelflur« und »Unterflur«, einen »Seitenhalsrain« und einen »Rumpfseitenrain«. Auf der Ventralfläche sind die Papillen für einige Zeit kleiner als auf der Dorsalfläche, aber auch hier sehen wir einen »Unterrain« längs der ventralen Mittellinie immer gut ausgeprägt. Die gewöhnlichen Raine sind auch unter den Flügeln und Schenkeln vorhanden. In der Flügelflur sind die Papillen gut ausgeprägt, zuerst längs des postero-dorsalen Randes des oberen Vorderarmendes, dann breiten sie sich nach unten längs dieser Fläche aus und erscheinen schließlich längs des entsprechenden Randes der metacarpalen Region. Von dem Vorderarmrande aus verbreiten sich die Papillen allmählich über seine Dorsalfläche. Aber diejenigen, welche später auf seiner Ventralfläche erscheinen und die wir oben erwähnt haben, treten zuletzt von allen Dunenpapillen auf.

So viel ich beobachten konnte, wird eine Dunenfeder immer nur da entwickelt, wo später eine definitive Feder auftritt. Wo große definitive Federn später erscheinen, sind die Dunenfedern immer gut entwickelt, wo dagegen kleinere definitive Federn, welche erst spät auftreten, gebildet werden, da sind die Dunenfedern im größeren oder geringeren Maße atrophirt. Man darf aber nicht annehmen, dass die Reihenfolge, in welcher die Dunenpapillen auftreten, derjenigen genau entspricht, in welcher die definitiven Federn erscheinen oder dass die Dunenfedern ganz entsprechend so weit entwickelt sind<sup>1</sup>, wie die definitiven Federn. Die Schwungfedern zum Beispiel scheinen immer in der Gegend des Metacarpus fortgeschrittener zu

---

<sup>1</sup> Die Dunenpapillen treten, wie es scheint, zuerst in den Gegenden auf, wo die Dunenfedern am besten entwickelt sind.

sein als in der des Vorderarmes, was also das Gegentheil von dem ist, was wir bei den Dunen fanden; und die Dunenfedern sind immer besser entwickelt da, wo sie den Schulter- und Lendenfluren entsprechen, als in der Schwanzflur- oder in der Metacarpalgegend, was also wieder das Gegentheil von dem Befunde des definitiven Federkleides bildet.

Wir schließen die Besprechung dieses Gegenstandes, indem wir sagen, dass das Dunenfederkleid in Vergleichung mit dem definitiven Federkleid von geringer Wichtigkeit zu sein scheint, und dass deshalb die Stärke der Federpapille — und folglich die Größe der Dune — in irgend einem Körpertheil sich im Allgemeinen auf die Größe, welche die definitive Feder in diesem Theil erreicht, bezieht. Einige Eigenheiten aber hat das Dunenkleid bei der Taube noch, wie wir gesehen haben.

#### 4. Über die Homologien der sogenannten Laufschuppen.

In Bezug auf die auf dem Lauf befindlichen Schuppen sagt KERBERT: »dass die Schuppen, Schilder oder Schienen am Laufe und an den Zehen der Vögel homolog seien mit den Schuppen der Reptilien, war a priori zu erwarten«, und weiter zeigt er dann, dass diese Gebilde sich in derselben Weise entwickeln wie Reptilienschuppen. Dem Umstand, dass Federn oft auf diesen Laufschuppen sitzen, schenkt er keine Aufmerksamkeit. Aber wahrscheinlich würde ihm das gar keine Schwierigkeiten bereitet haben, selbst wenn er darauf geachtet hätte. Denn obgleich er Haare auf den Hornschuppen von *Dasypus* beobachtete, schließt er doch, dass diese Hornschuppen aus den Papillen hervorgehen, welche bei den meisten Säugethieren Haare hervorgehen lassen. Dass aber hierin eine Schwierigkeit liegt, braucht man kaum zu begründen. Wenn die Laufschuppen aus Papillen hervorgehen, welche homolog mit denjenigen Papillen sind, welche an anderen Theilen des Körpers Federn hervorgehen lassen, wie sollte es dann kommen können, dass zwei solche Papillen auf einander liegen? Eine Untersuchung der verschiedenen Beziehungen von Federn und Laufschuppen wird uns zeigen, dass wir diese letzteren nicht ohne Weiteres als homolog mit Reptilienschuppen ansehen dürfen.

Bei einer Taube, welche Federn auf ihrem Laufe besaß, fand ich folgende Verhältnisse vor. Die vordere Lauffläche war dünn mit kleinen Federn, ungefähr von der Länge von 1 cm, bekleidet

(s. Fig. 31). Auf jeder Seite war eine Reihe viel kleinerer und meistens ganz rudimentärer Federn vorhanden, und hinter jeder dieser Reihen waren noch einige zerstreute Federrudimente zu sehen. Auf der hinteren Lauffläche fehlten sie. Als ich die Haut unter diesen Federn untersuchte, fand ich sie in dem obersten Theil des Laufes dünn und gerunzelt; weiter abwärts aber zeigte sich in der leicht erhobenen Haut und um die Ansatzstelle jeder Feder eine leichte Verdickung. Diese Verdickungen sind an der oberen Seite der Ansatzstelle am meisten ausgeprägt und liegen so über dem in die Haut eingesenkten Theil der Spule. Zuerst sind diese Verdickungen klein und von einander durch Stücke dünner Haut getrennt; ein wenig weiter unten aber sind sie längs der vorderen Fläche groß, erhaben und in zwei unregelmäßigen Reihen angeordnet. Jede Verdickung ist von der ihr benachbarten durch eine schwache Rinne getrennt. Die Federn durchbrechen diese Verdickungen nahe ihrem unteren Rande. Auf den Zehen finden wir eine regelmäßigere Anordnung. Das obere Drittel der Cirkumferenz jeder Zehe ist von einer einzigen Reihe breiter Hautverdickungen bedeckt, welche die Form von Halbringen haben. Bei ausgestreckter Zehe ragt das unterste Ende jeder dieser Verdickungen über das obere Ende der distal zu ihr gelegenen, und so sehen dann diese Gebilde wie Schuppen aus. Viele dieser Halbringe tragen nahe ihrem unteren Rande Federrudimente. Einige von ihnen sind durch Längsrinnen in zwei laterale Hälften getheilt, und hier und da finden wir über eine kurze Strecke hin die Halbringe fehlend und an ihrer Stelle zwei unregelmäßige Reihen von Verdickungen, so wie wir sie auf der Vorderfläche des Laufes fanden, und jede von ihnen trägt ein Federrudiment. Letztere Befunde scheinen zu zeigen, dass jeder Halbring der Verschmelzung zweier lateraler Verdickungen seinen Ursprung verdankt. An den Seiten und der Hinterfläche des Laufes ist die Haut mit eng angeordneten, mehr oder weniger rundlichen Verdickungen bedeckt, welche viel kleiner sind als die auf der Vorderfläche befindlichen. Alle kleinen Federn und Federrudimente aber, welche hier gefunden werden, stehen in derselben Beziehung zu diesen Verdickungen, wie jene auf der Vorderfläche befindlichen.

Bei einer ein paar Wochen alten Nestlingtaube fand ich nahezu dieselben Verhältnisse, wie ich sie eben beschrieben. Aber hier bestanden sogar an der hinteren Lauffläche auf einigen der Verdickungen Federrudimente. Außerdem fanden sich noch ziemlich kleine, in Entwicklung begriffene Federn auf den Zehen. Hier

waren keine Halbringe, wie man sie auf Fig. 31 sieht, sondern die obere Fläche der Zehen trug, wie die Vorderfläche des Laufes im letzten Falle, zwei unregelmäßige Reihen von Verdickungen, deren jede entweder von einer in Entwicklung begriffenen Feder durchbrochen war oder nahe ihrem unteren Rande ein Federrudiment trug. Manchmal bestand sowohl in diesem wie in dem letzten Fall das Rudiment nur aus einer kaum wahrnehmbaren Erhebung, und manchmal sogar blieb nur eine kleine runde Aushöhlung zurück, aus der wohl diese Erhebung herausgefallen war. Fig. 32 zeigt einen Längsschnitt durch eine der Hautverdickungen auf der oberen Fläche der Zehen. Der Schnitt geht durch eine kleine in Entwicklung begriffene definitive Feder. Zwischen den abgerundeten Höckerchen auf der unteren Fläche der Zehen und den starken Verdickungen oder Halbringen auf der oberen Fläche befanden sich in diesen beiden Fällen eine oder zwei Reihen von kleineren Verdickungen, auf denen sich Federrudimente entwickelten. Diese Verdickungen sind gewöhnlich weniger abgerundet und hervorragend als die Höckerchen, und manchmal besteht zwischen beiden eine deutliche Demarkationslinie. Manchmal dagegen ist es schwer zu sagen, wo die Höckerchen aufhören und diese Verdickungen anfangen.

Bei einer ausgewachsenen Taube, welche keine Federn auf ihrem Fuße trug, befanden sich vollkommen regelmäßige Halbringe sowohl auf den Zehen, als auch auf der Vorderfläche des Laufes. Auf dem Lauf aber griffen diese Halbringe nicht über einander, wie die auf den Zehen befindlichen, sondern waren nur durch Rinnen von einander getrennt. Einige der Halbringe des Laufes waren durch Längsfurchen in zwei laterale Hälften getheilt, wie es bei den Halbringen an den Zehen des erst beschriebenen Falles war, aber weder auf den Zehen, noch auf dem Lauf trugen sie irgend welche Federrudimente. Aber gerade über dem letzten erkennbaren Halbring zeigten einige der kleinen hier gelegenen Federn leichte Verdickungen rund um ihre Ansatzstellen und einige sehr rudimentäre Federn waren auf einigen Verdickungen an dem allerobersten Theil der Seiten des Laufes zu sehen.

Die natürliche Erklärung dieser Thatsachen scheint folgende zu sein: Der Besitz von kleinen Federn auf dem Lauf und auf der oberen Fläche und den Seiten der Zehen ist der primitive Zustand. Diese Federn wurden zuerst rudimentär und begannen längs der Seiten der Zehen und der hinteren Fläche und schließlich längs der Seiten des Laufes zu verschwinden, während sie besser entwickelt

und längere Zeit auf der oberen Fläche der Zehen und der Vorderfläche des Laufes sich erhielten. Die vorhandenen Laufschuppen und Schilder nahmen ihren Ursprung als Verdickungen der Haut rings um die Ansatzstellen dieser Federn, und die Halbringe auf den Zehen und dem Lauf entstanden jeder durch die Verschmelzung von mindestens zwei solcher Hautverdickungen.

Beim Taubenembryo mit Federfüßen werden die Erstlingsdunen auf dem Lauf und den Zehen sehr gut entwickelt getroffen. Die Hautverdickungen treten rund um die Basis der Dunenpapillen auf, so weit ich es beurtheilen konnte ungefähr zu derselben Zeit, wo die Einsenkung beginnt. Die kleineren Verdickungen auf der hinteren Fläche des Laufes, wo keine oder nur sehr rudimentäre Dunenfedern entwickelt werden, treten früher auf als die auf der vorderen Fläche und deshalb manchmal früher als die rudimentären Dunenpapillen, welche sie später tragen. Bei den Taubenembryonen, mit unbefiederten Füßen erscheinen die Halbringe als opake Stellen in der halb durchsichtigen Haut. Sie treten in einem früheren Stadium auf als die Verdickungen, welche sich rund um Dunenpapillen bei federfüßigen Tauben entwickeln. Zur Zeit wo diese Halbringe und kleineren Verdickungen sich zuerst entwickeln, sind am Lauf und an den Zehen keine Federpapillen sichtbar, aber bei frisch ausgebrüteten Erstlingen derselben nicht federfüßigen Art kann man zahlreiche, sehr rudimentäre Dunenfedern finden. Auf einem längs der Seite des Laufes gebenden Schnitt fand ich bei einem solchen Erstling, dass fast jede Verdickung eine kleine Papille trug (s. Fig. 33). Die Mehrzahl dieser Papillen war auf der Hautoberfläche nicht erkennbar; nur hier und da war eine sichtbar. Auf den Halbringen fanden sich auch rudimentäre Papillen oder hier und da eine rudimentäre Feder, die aus drei oder vier kaum erkennbaren Strahlen bestand. Die Mehrzahl dieser Papillen muss wieder verschwinden, ohne dass sie je eine Feder haben entstehen lassen, aber einige von den auf den Seiten des oberen Theiles des Laufes befindlichen können rudimentäre Federn hervorgehen lassen, wie man deren bei dem erwachsenen Thier in dieser Gegend findet.

Diese Thatsachen scheinen mir im Ganzen die oben über den Ursprung der Schuppen und Schilder auf dem Lauf aufgestellte Ansicht zu bestätigen. Wir müssen annehmen, dass im Verhältnis wie die Verdickungen an Bedeutung gewannen, ihre Entwicklung in entsprechend früherer Zeit beginnen musste und wir haben schon be-

obachtet, dass in dem Maße wie eine Dunenfeder mehr und mehr rudimentär wird, so die sie erzeugende Papille in immer späterer Zeit entsteht. Man müsste also in unserem Falle bestimmt erwarten, dass vor der totalen Atrophirung der Federpapille eine Zeit bestehen musste, wo die Hautverdickung sich zuerst entwickelte und dann die Federpapille, wenn auch genau über dem Punkt, wo die Papille sich entwickelt, wahrscheinlich keine Verdickung der Epidermislagen stattfindet.

Ich habe bei dem Hühnchen wie bei der Taube zwischen Laufschuppen und rudimentären Federn dieselben Beziehungen gefunden. Bei einer frisch ausgebrüteten Ente fand ich an der Übergangsstelle zum Lauf rudimentäre Federn auf den abgeplatteten Höckerchen, mit welchen der Lauf hier bedeckt ist (s. Fig. 34). An einem kleinen Hautstück von *Dromaeus* fand ich am Übergangspunkt ein Paar rudimentärer Federn, welche in derselben Beziehung zu den Schuppen zu stehen schienen, wie bei den oben erwähnten Beispielen. Bei *Struthio* aber scheint die Runzelung der Haut am Übergangspunkt allmählich in ein bestimmtes Muster sich anzuordnen und die kleinen dadurch begrenzten Hautstücke sich zu verdicken, woraus dann die kleinen Höckerchen, welche sich hier nach oben zwischen die Basen der zerstreuten Federn erstrecken, entstanden sein mögen.

Wenn also Federn von Schuppen abgeleitet werden — was wir im letzten Theil dieser Arbeit folgerichtig zu zeigen versuchen wollen —, so müssen wir es für sehr wahrscheinlich halten, dass alle Schuppen auf dem Lauf und auf den oberen Seiten der Zehen der Reptilienvögel in kleine Federn verwandelt wurden, wobei nur die Höckerchen auf der unteren Fläche der Zehen ihre ursprüngliche Gestalt behielten, und ferner, dass die sich jetzt auf dem Lauf und den Zehen findenden Schuppen und Schilder sekundäre Gebilde sind, welche in einigen Fällen als Verdickungen der Haut rund um die Ansatzstellen von Federn entstanden, in anderen wahrscheinlich als Verdickungen der Haut unabhängig von Federn. Manchmal verschmelzen die halbringähnlichen Schuppen oder Schilder, um lange Schienen zu bilden.

Wenn die Laufschuppen genau die Gestalt von Reptilienschuppen haben, muss ihre Entwicklung der der Reptilienschuppen mehr oder weniger ähnlich oder gleich sein. Dass ferner die sekundär gebildeten Höckerchen auf den Seiten der Zehen kaum oder überhaupt nicht unterscheidbar sind von den primären Schuppen, darf

uns nicht überraschen, wenn wir bedenken, dass beides kleine Erhebungen der Haut und beide genau denselben Verhältnissen unterworfen sind<sup>1</sup>.

### 5. Die Entwicklung des Stachels.

Die auffallende Ähnlichkeit zwischen der Entwicklung des Stachels und der der Feder und das ganz besonders mit Bezug auf die Bildung der Längsleisten auf den Wänden beider, veranlassten mich auf Professor GEGENBAUR's Anregung hin, die Entwicklungsarten der beiden Gebilde einer eingehenden Vergleichung zu unterziehen.

In der folgenden kurzen, aber wie ich glaube, doch genauen Darstellung der Stachelentwicklung finden sich einige Abweichungen von früheren Beschreibungen der Haarentwicklung. Da meine Zeit es mir nicht erlaubt, auf eine Diskussion aller dieser Punkte einzugehen, will ich mich damit begnügen, dieselben nur kurz zu berühren.

An einem Igelebryo von 13—14 mm Länge kann man auf der Rückenhaut zahlreiche weiße Flecke wahrnehmen, die an Deutlichkeit und auch an Größe verschieden sind. Genau betrachtet sehen sie aus wie kleine, abgerundete, trübe Hervorragungen auf der Hautoberfläche. Die Fig. 35, 36, 37 zeigen Vertikalschnitte durch drei solcher Flecken und stellen drei auf einander folgende Entwicklungsstadien dar.

In dem ersten Stadium (Fig. 35) erkennen wir eine kleine Ansammlung von Dermazellen unmittelbar unter einer leichten Erhebung der Epidermis: letztere besteht zu dieser Zeit aus einer Cylinderzellenlage, ein Paar Lagen von Intermediärzellen und einer manchmal sehr deutlich ausgeprägten Epitrichialschicht. Wir haben dann nichts Anderes vor uns, als eine sehr wenig ausgeprägte Hautpapille. Das stimmt überein mit den Beschreibungen von REISSNER, GÖTTE und FEIERTAG.

In dem zweiten Stadium (Fig. 36) baucht sich die Cylinderzellenlage leicht nach unten aus und hier ist zwischen dieser Lage

---

<sup>1</sup> Bereits JEFFRIES hat die Meinung geäußert, dass die Lauschuppen, da sie Federn tragen können, den Reptilienschuppen nicht als homolog betrachtet werden dürfen. Ich kann auch seine Angabe, die der KERBERT's gegenübersteht, bestätigen, wenn er sagt, dass die äußersten Lagen der Lauschuppen periodisch abfallen.

und den ursprünglichen Intermediärzellen der Erhebung eine Anzahl von Zellen gebildet, deren Protoplasma von Boraxkarmin schwächer tingiert wird als das Protoplasma der Intermediärzellen über ihnen oder das der Cylinderzellen. In Folge dessen sehen diese Zellen über der Cylinderzellenlage ähnlich den Dermazellen unmittelbar unter dieser Lage. Diese Ähnlichkeit zusammen mit einer gewissen Undeutlichkeit der Begrenzung<sup>1</sup>, welche die Cylinderzellen gerade in diesem Stadium zeigen, führte wahrscheinlich GÖTTE zu der Vermuthung, dass ein Theil der Dermazellen von den Cylinderzellen eingeschlossen werde. Das ist bei dem Stachel sicherlich nicht der Fall. Dagegen stimmt meine Darstellung im Wesentlichen mit der FEIERTAG's überein.

In dem dritten Stadium (Fig. 37) ist die Ausbauchung der Cylinderzellenlage nach unten und die gleichzeitige Bildung von blasseren Intermediärzellen durch jene Lage weiter vorgeschritten, bis ein solides Einwachsen der Epidermis nach unten in das Derma stattgefunden hat. Über der Einsenkung können wir noch die Epitrichialschicht und die Intermediärzellen der ursprünglichen Erhebung erkennen, und unter der Einwachsung die Ansammlung der Dermazellen.

Was wir als das vierte Stadium betrachten können, ist in Fig. 38 dargestellt. Wie wir sehen, ist die Einsenkung noch bedeutend tiefer geworden und ihr unteres Ende hat sich leicht einwärts gebaucht. Sie besteht noch aus einer äußeren Cylinderzellenlage und einer inneren Masse von schwach gefärbten Intermediärzellen; aber unten, wo der Grund sich einwärts baucht, hat die Cylinderzellenlage vier oder fünf Reihen eng zusammengehäufter, tief gefärbter Zellen entstehen lassen, deren oberste ein etwas abgeplattetes gestrecktes Aussehen gewonnen hat. Die Ansammlung der Dermazellen liegt in der Höhlung, welche am Grunde der Einsenkung gebildet wird, und sie ist jetzt deutlich als die Dermapapille des in Entwicklung begriffenen Stachels zu erkennen. Andere Dermazellen haben angefangen, sich rings um die basale Hälfte der Einsenkung

<sup>1</sup> Sobald die Cylinderzellenlage sich nach abwärts zurückzieht in die Einsenkung am Grunde einer atrophirenden Dunenpapille, ist sie gleichfalls häufig sehr undeutlich in ihrer Begrenzung. Sie wird dann deutlicher, wenn sie aufhört, sich nach unten zurückzuziehen und wenn sie den Federkeim der definitiven Feder zu bilden anfängt. Diese zeitweilige Undeutlichkeit kann mit der Zelldegeneration in Verbindung gebracht werden, welche bald darauf in beiden Fällen eintritt.



anzuordnen und schließen die Pulpa unten ein. Das ist der Beginn des Dermatheiles des zukünftigen Follikels. Der verdickte einwärts gebauchte Boden ist die erste Andeutung des Haarkeimes, von dem aus der Stachel entwickelt wird.

In dem nächsten, dem fünften Stadium (s. Fig. 39) sehen wir, dass der Haarkeim sich bedeutend vergrößert hat und ein mehr oder weniger ovales oder konisches Gebilde mit einer scharfen Spitze darstellt. Die ganze Einwachsung ist breiter und tiefer geworden als früher und ihre untere Hälfte, welche den in Entwicklung begriffenen Stachel enthält, ist viel dicker als ihre obere Hälfte, in welche der Stachel nicht hineinreicht. An dieser oberen Hälfte bemerken wir in den am meisten central gelegenen Intermediärzellen vor sich gegangene Veränderungen. Dunkel gefärbte Flecke treten im Protoplasma dieser Zellen auf und nehmen ungeheuer rasch an Zahl und Größe zu. Bald sind die Umrisse dieser Zellen nicht mehr deutlich unterscheidbar und die centrale Achse des oberen Theiles der Einsenkung scheint aus einer Masse dunkel gefärbter Körnchen oder Kügelchen zu bestehen. Längs des centralen Theiles dieser dunkel gefärbten Achse erscheint zunächst ein Raum, welcher sich unmittelbar unter den äußeren zuerst gebildeten Epidermislagen nach unten erstreckt, bis er die Spitze des in Entwicklung begriffenen Haarkeimes umschließt. Wir haben es zwar hier zweifellos mit degenerirenden Zellen zu thun; jedoch konnte ich beim Stachel die großen Fettkügelchen nicht beobachten, welche GÖRTE bei den in Entwicklung begriffenen Haaren des Schafembryo beschrieben hat. Solche Gebilde können sich ja auch während der Behandlung der Gewebe von dem oben beschriebenen centralen Raum losgelöst haben.

In dem oberen Theil der Einsenkung bilden die Cylinderzellen noch eine deutlich ausgeprägte quere Lage. Ihre hohe cylindrische Form scheint auf starken Druck zu deuten, mit dem sie sich eng auf einander pressen, so, dass sie hier in einer seitlichen Vermehrung innerhalb ihrer eigenen Lage begriffen scheinen. Auch die unregelmäßige Art und Weise, in welcher die Einsenkung sich krümmt und biegt, scheint darauf hinzuweisen, dass in ihren oberen Theilen ein Wachsthumsvorgang stattfindet. Gehen wir weiter abwärts, so finden wir, dass die Intermediärzellen zwischen der Cylinderzellenschicht und dem Haarkeim fortwährend an Zahl abnehmen, bis schließlich die Cylinderzellenschicht in unmittelbarem Zusammenhang mit dem basalen Theil des in Entwicklung begriffenen Stachels liegt.

Bei dem in Entwicklung begriffenen Stachel selbst finden wir zunächst der Pulpa zuerst die Cylinderzellenlage und dann eine Anzahl von Intermediärzellenlagen, deren Zahl an der Spitze größer ist als an den Seiten. Die äußersten dieser Lagen bestehen aus einem Paar von Reihen abgeplatteter Zellen, welche schon in dem letzten Stadium aufgetreten sind. Diese Zellen haben an Länge zugenommen, sind in der Mittellinie gegen einander und in Folge dessen aufwärts in den Raum gewachsen, der zwischen den degenerirenden Zellen gebildet wurde; sie stellen jetzt die Spitzen des Haarkeimes dar. Unter diesen abgeplatteten Zellen und scharf abgesetzt von ihnen finden wir, besonders in der Gegend der Spitze eine zusammenhängende Reihe von enger angeordneten kubischen Zellen. Diese bilden das Oberhäutchen des zukünftigen Stachels, und sind zu dieser Zeit leicht von den Intermediärzellenlagen zu unterscheiden, welche zwischen ihnen und den Cylinderzellen des Haarkeimes liegen; denn ihr Protoplasma lässt sich tiefer und gleichmäßiger färben als das dieser letzteren. Diese letzteren Intermediärzellenlagen sind alle einander ähnlich, sie liegen zwischen dem Oberhäutchen und der Cylinderzellenlage und bilden die hornigen Wände des zukünftigen Stachels. Die Lagen abgeplatteter Zellen, welche sich außerhalb des Oberhäutchens befinden, nennen wir einstweilen Scheide.

Wenn wir die Scheide und das Oberhäutchen weiter abwärts verfolgen, so finden wir die sie zusammensetzenden Zellen allmählich weniger deutlich unterscheidbar werden, bis an der Basis des Haarkeimes der Raum zwischen der äußeren Cylinderzellenlage der Einsenkung und der inneren Cylinderzellenlage des sich entwickelnden Stachels von einer zusammenhängenden homogenen Masse von Intermediärzellen eingenommen wird. Wir haben hier thatsächlich eine Gegend, die in allen Beziehungen derjenigen an der Basis der sich entwickelnden Feder entspricht, welche wir die wachsende Krempe genannt haben. Die Pulpazellen liegen jetzt vollständig innerhalb des Haarkeimes und haben auch bedeutend an Zahl zugenommen, entsprechend der Größenzunahme der Pulpahöhle. Der Dermatheil des Follikels hat sich ebenfalls viel besser entwickelt als das im letzten Stadium der Fall war<sup>1</sup>. Die Hauptrolle in der Entwicklung des Stachels spielt von jetzt an ein Abwärtswachsen der Gegend der wachsenden Krempe und die Differenzirung der Zellen in die verschiedenen oben

---

<sup>1</sup> Eine homogene Grenzschicht habe ich bei dem sich entwickelnden Stachel nicht beobachten können.

erwähnten Zelllagen, welche, während dieses Wachstums producirt werden. Auf diese Weise nehmen der Stachelkeim, die Pulpa-höhlung und jene äußeren Lagen der Einsenkung, welche Theile des Follikels bilden, gleichzeitig an Länge zu, nach derselben Art, wie wir sie bereits in frühen Stadien der Entwicklung der definitiven Feder gefunden haben.

Zu derselben Zeit nehmen die Zellen, welche die oberen Theile des Stachels zusammensetzen, an Länge zu, und beginnen zu verhornen. Jedoch trotz des bedeutenden Längenwachstums dieser Zellen rückt die Spitze des Stachels, wenigstens für einige Zeit, der Hautoberfläche nicht merklich näher. Das scheint ein weiterer Beweis dafür zu sein, dass die Ausdehnung der Einsenkung nach abwärts noch befördert wird durch eine Zellvermehrung in den oberen Gegenden ihrer Seiten.

Die am meisten central gelegenen ursprünglichen Intermediärzellen der Einsenkung, welche nicht degenerirt sind — denn die Degeneration ist auf jene Zellen beschränkt, die ganz im Centrum der Masse liegen —, beginnen in die Länge zu wachsen, und wenn wir diese Zellen abwärts auf ihren Verlauf verfolgen, kommen wir schließlich an einen Punkt, wo sie nicht mehr deutlich von denen der Scheide zu unterscheiden sind<sup>1</sup>. Die Gestalt jedoch und das Aussehen, welches die Zellen der Scheide sehr bald annehmen, lassen sie leicht von allen anderen Zellen der Einsenkung unterscheiden.

Nachdem wir die Grundzüge des Weiterganges der Entwicklung angegeben haben, gehen wir zu dem in Fig. 40 dargestellten sechsten Stadium. Die feine und scharfe Spitze des Stachels behält ihre Lage, ungefähr in der Höhe der Talgdrüsen bei. Die Scheide, welche

---

<sup>1</sup> Bei einigen größeren Igelhaaren erreicht die Einsenkung eine viel größere Tiefe, bevor die Entwicklung des Haarkeimes beginnt. Ich habe hier weder die Zelldegeneration noch die Bildung eines centralen Raumes, wie er oben beschrieben wurde, beobachten können; aber die Enge des Halses der Einsenkung lässt annehmen, dass möglicherweise dieser Raum, sobald er gebildet ist, durch den gegenseitigen Druck an seinen Seiten wieder aufgehoben wird. Manchmal finden wir im Centrum der Einsenkung eine Achse von längs angeordneten lang ausgezogenen Zellen. Wenn wir diese weiter abwärts verfolgen, so gehen sie augenscheinlich immer auf die Seite des sich entwickelnden Haarkeimes über; sie entsprechen zweifellos den oben beim Stachel beschriebenen Zellen, welche zunächst dem centralen Raum liegen. Es scheint möglich, dass in einigen Fällen diese Zellen so langgestreckt werden, noch ehe der Haarkeim auftritt. Das könnte einigermaßen zur Erklärung der Angaben KÖLLIKER's und FEIERTAG's dienen (s. unten).

in ihren oberen Theilen aus zwei oder drei Lagen langer, glasartiger Zellen besteht, die meistens einen deutlichen Kern besitzen, erreicht eine etwas größere Höhe. Ihre Zellen sind aufwärts bis zu der Öffnung der obersten und am weitesten entwickelten Talgdrüsen verfolgbar.

Oberhalb der Talgdrüsen haben die am meisten central gelegenen Intermediärzellen hornige Lagen entstehen lassen, welche mit den tieferen hornigen Lagen der Haut zusammenhängen; dagegen stehen die übrigen Zellen dieser Region mit der Schleimschicht der Haut in Zusammenhang. Die oberen, zuerst gebildeten hornigen Lagen der Haut verlaufen noch ununterbrochen quer über die Mündung des Follikels. Unterhalb der Talgdrüsen kommen keine einfachen hornigen Lagen vor, die denen der Haut ähnlich wären. Außerhalb der Scheide finden wir als Zusatz zu der Cylinderzellenlage ein Paar Lagen aus mehr oder weniger abgeplatteten Intermediärzellen; aber weiter abwärts verschwinden letztere und die aus abgeplatteten Zellen bestehende Cylinderzellenlage kommt in unmittelbare Berührung mit der Scheide.

Am Stachel selbst finden wir den oberen Theil mit seinem feinen Ende vollständig verhornt, ferner die Pulpa der Spitze nicht mehr so nahe als früher, und endlich den früher von dem oberen Ende der Pulpa eingenommenen Raum jetzt von Markzellen ausgefüllt. Auf die Bildung der inneren Theile des Stachels später zurückkommend, untersuchen wir jetzt die Bildung und den Bau der Scheide, sowie Beziehung zu dem Stachel und den äußeren Lagen des Follikels.

Fig. 41 zeigt einen Längsschnitt durch die Gegend der wachsenden Krempe eines Stachels ungefähr in demselben Entwicklungsstadium, wie es Fig. 40 zeigt. Man muss sich, um die Entwicklung und die Beziehungen der Scheide richtig verstehen zu können, klar machen, dass die wachsende Krempe sich fortwährend nach abwärts fortsetzt und dass sie dann eine homogene Masse von Intermediärzellen entstehen lässt, deren Mehrzahl sich bald darauf in die hornigen Fasern des Stachels differenzirt, während die übrigen die Zellen der Scheide entstehen lassen. Unter denjenigen, welche die Wände des Stachels bilden, unterscheiden sich die das Oberhäutchen zusammensetzenden Zellen bald von den übrigen durch ihre bedeutendere Größe. Unmittelbar nach außen vom Oberhäutchen und ihm eng anliegend, befindet sich eine einfache Lage von schmalen, langgestreckten Zellen. Diese sind deutlicher auf Querschnitten zu erkennen (s. Fig. 43) und scheinen vielmehr zu dem Stachel als zu

der Scheide zu gehören<sup>1</sup>. Diese Zellen habe ich nur in diesem Stadium beobachtet.

Die Scheide entsteht aus den drei äußersten Schichten der Intermediärzellen, die sich von der wachsenden Krempe ableiten. Wenn wir Fig. 41 betrachten, so sehen wir, dass eine Strecke weit alle an der Krempe produzierten Zellen ziemlich gleichmäßig an Länge zunehmen. Die Cylinderzellen des Follikels aber werden bald zahlreich in Vergleichung mit den Zellen der Scheide, was wir als Beweis dafür ansehen, dass eine Vermehrung dieser Zellen auf den Seiten des Follikels stattfindet, ein Umstand, den zu vermuthen wir bereits Grund gehabt hatten<sup>2</sup>.

In größerer Höhe als sie Fig. 41 darstellt (s. Fig. 44), treten Intermediärzellen zwischen der Cylinderzellenlage des Follikels und den Zellen der Scheide auf. Sie werden offenbar durch die ersteren gebildet. Die äußersten der Scheidenzellen bleiben in Verbindung mit denjenigen Zellen der Cylinderzellenlage des Follikels, welche gleichzeitig mit ihnen auf der wachsenden Krempe producirt wurden, oder in Verbindung mit den sekundär durch diese Cylinderzellen producirt Intermediärzellen. Dagegen werden die innersten, wenn wir sie weiter aufwärts verfolgen, immer mehr und mehr scharf von den Zellen des Oberhäutchens abgesetzt. Wenn sie an Länge zunehmen, ordnen sich diese Scheidenzellen in unregelmäßig verbundene, längs verlaufende Fasern (s. Fig. 45), oder besser gesagt, in unregelmäßigen konzentrischen Lamellen rings um den Stachel, welche auf Längsschnitten wie Fasern aussehen. Dabei wird ihre Anordnung in drei Lagen durchaus nicht gestört. Die äußerste dieser drei Lagen, die sogenannte HENLE'sche Schicht der inneren Wurzelscheide, unterscheidet sich immer, ausgenommen in der Gegend der wachsenden Krempe, im Aussehen von den beiden inneren, welche die sogenannte HUXLEY'sche Schicht bilden. An den unteren Theilen des in Entwicklung begriffenen Stachels sind die Zellen der HUXLEY'schen Schicht sehr granulirt (s. Fig. 43), aber wenn wir aufwärts gegen die Region der Talgdrüsen gehen, werden sie klar und glasig und ihr Kern wird deutlich. Die Zellen der HENLE'schen Schicht färben sich im Allgemeinen — wenn auch nicht in allen Höhen — dunkler als diejenigen der HUXLEY'schen Schicht;

<sup>1</sup> Sie entsprechen aber denjenigen Zellen, welche UNNA in seiner Fig. 10 als die Mutterzellen der Wurzelscheidencuticula bezeichnet.

<sup>2</sup> Eine solche Vermehrung dient hier offenbar dem Zweck, zu verhindern, dass die Spitze des starken Stachels vor der Geburt über die Haut hervorragt.

sie sind aber selten granuliert. Ihre Kerne sind, in der Nachbarschaft der Talgdrüsen wenigstens, länger im Verhältnis zur Länge der Zellen als die Kerne der Zellen der HUXLEY'schen Schicht<sup>1</sup>. In allen späteren Stadien als in den in Fig. 40 dargestellten hören die Zellen der inneren Wurzelscheide plötzlich in der Höhe der untersten Talgdrüsen auf.

Wenn die oberen Theile des Stachels vollständig verhornt sind, verschmelzen die Zellen der HUXLEY'schen Schicht in einen den Stachel unmittelbar umgebenden hornigen Cylinder. Die Zellen der HENLE'schen Schicht aber behalten ihre Anordnung in mehr oder weniger freien longitudinalen (oder vielleicht schwach spiralg verlaufenden) Fasern (s. Fig. 46). Im nächsten oder siebenten Stadium (s. Fig. 48) hat der sich entwickelnde Stachel eine viel größere Länge erreicht, und seine Spitze reicht jetzt bis zur Mündung des Follikels. Sein feines, biegsames Ende durchbohrt aber gewöhnlich nicht die hornigen Lagen, welche noch das obere Ende des Follikels überdecken, sondern es rollt sich innerhalb des Halses desselben auf. Die innere Wurzelscheide endigt jetzt in der Höhe der Talgdrüsen. Über das Schicksal des oberen Theiles der Scheide, welcher die Spitze des Stachels einschloss, kann ich nichts Bestimmtes sagen. Da der Stachel ein kontinuierliches Ganze bildet und die Längenzunahme jeder Zelle zum Längenwachsthum des Ganzen beiträgt, so scheint es möglich, dass die Spitze des Stachels einfach die obere Portion der Scheide durchbrach, welche dann im Halse des Follikels zerfiel. Wir treffen aber in den tieferen Theilen der Scheide die innere Wurzelscheide des Follikels mit den beiden vorhin beschriebenen Schichten. Unmittelbar unter den Talgdrüsen ist die äußere Wurzelscheide aus zwei oder drei Lagen von Intermediärzellen und aus der Cylinderzellenlage zusammengesetzt. Weiter unten nimmt die Zahl der Intermediärzellen ab und nahe der Basis besteht die äußere Wurzelscheide nur aus der Cylinderzellenlage. Über den Talgdrüsen werden die Wände des Follikels nur von der äußeren Wurzelscheide

---

<sup>1</sup> Es giebt Erscheinungen, welche darauf hindeuten, dass von der Schleimschicht des Follikels der HENLE'schen Schicht zugesetzt werden kann, und ich war manchmal versucht zu glauben, dass die HENLE'sche Schicht vielmehr zu dem Follikel gerechnet werden sollte als zu dem Haarkeim. Es ist gut, sich an die Verbindung zu erinnern, welche wir zwischen den Zellen der Federseide und den Zellen der Schleimschicht des Follikels beobachtet haben.

Alle Schnitte durch in Entwicklung begriffene Stacheln, von denen Zeichnungen gegeben sind, wurden mit Boraxkarmin gefärbt.

gebildet; aber die Zahl der Intermediärzellenlagen ist bedeutend größer. An ihren oberen Enden gehen diese Wände kontinuierlich in die Epidermislagen der Haut über.

Die oberen Theile des Stachels scheinen sich von jetzt an durch den Hornyylinder der HUXLEY'schen Schicht durchzuschieben. Wenn die Entwicklung dieser Theile in allen Haaren in der gleichen Weise stattfindet, dann ist wahrscheinlich, dass bei denjenigen, welche während einer langen Zeit von der Basis des Follikels fortwährend aufwärts wachsen, neue Zellen nur an der Basis des Schaftes gebildet werden, während der inneren oder äußeren Wurzelscheide nichts zugesetzt wird. Die oberen Enden der über einander greifenden Oberhäutchenzellen sind abgerundet und jede ist je der nächst oberen eng angeschlossen (s. Fig. 47). Diese Zellen würden daher einer solchen Aufwärtsbewegung keinen Widerstand bieten. Auch die Sekrete der Talgdrüsen können dazu dienen, die Oberflächen der Scheide und des Stachels schlüpfrig zu machen.

Bei dem Stachel findet diese Aufwärtsbewegung durch den Hornyylinder nur in sehr beschränkter Ausdehnung statt. Die Ausdehnung der wachsenden Krempe nach unten dauert fort, bis alle Zellen, welche den Stachel zusammensetzen, gebildet sind. Wenn man einen Igelebryo vor der Geburt beobachtet, so findet man die Haut seines Rückens in eine Reihe von »Wülsten« aufgeworfen, deren einige die feinen Spitzen der Stacheln, welche darunter liegen, hervordringen lassen. Diese Stacheln sind schief rückwärts gerichtet, an Größe denen gleich, welche ein junger, wenige Tage alter Igel besitzt. Sie haben eine Länge von 11—12 mm.

Unmittelbar nach der Geburt werden diese Stacheln aus ihren Follikeln nach oben gehoben<sup>1</sup>. Nur das verdickte untere Ende oder die Zwiebel des Stachels bleibt jetzt unter der Haut zurück. Wahrscheinlich wird die hornige innere Wurzelscheide größtentheils aus dem Follikel herausgepresst und geht zu Grunde. Doch habe ich den Follikel in diesem Stadium nicht studirt, kann also nichts Bestimmtes über seine Lage aussagen.

Die zuerst gebildeten Stacheln sind pigmentfrei und besitzen dünnere Wände als die späteren. Diese späteren treten aber sehr bald nach der Geburt auf und der junge Igel trägt dann eine Be-

<sup>1</sup> Nach LWOFF wird dies durch die elastischen Fasern des Balges verursacht. Die starken Musculi arrectores sind dagegen zu dieser Zeit gut entwickelt, und es scheint wahrscheinlich, dass sie bei diesem Process eine Rolle spielen.

deckung von schwarzen und weißen Stacheln auf seinem Rücken, während der untere Theil seines Körpers noch nackt ist. Die dunkel gefärbten stärkeren Stacheln nehmen ungeheuer rasch an Zahl zu, und noch bevor der Igel die Hälfte seiner vollen Größe erreicht hat, sind die kleineren weißen Stacheln verloren gegangen.

Ehe ich zu der Betrachtung der inneren Theile des Stachels übergehe, will ich kurz die Hauptpunkte bezeichnen, in denen die obige Beschreibung von den Darstellungen der Haarentwicklung, wie sie KÖLLIKER, GÖTTE und FEIERTAG gaben, abweicht. Ich habe bereits erwähnt, dass meine Beobachtungen mit denen REISSNER's, GÖTTE's und FEIERTAG's in dem Punkt übereinstimmen, dass wenigstens bei einigen Haaren das erste Entwicklungsstadium in der Bildung einer warzenartigen Erhebung auf der Hautoberfläche besteht. Ich will hier besonders darauf aufmerksam machen, dass das nur bei der ersten Haarbildung im Embryo beobachtet worden ist<sup>1</sup>.

Was die Art und Weise betrifft, in welcher die Einsenkung unter der warzenartigen Erhebung entsteht, so stimmen meine Beobachtungen in der Hauptsache mit denen FEIERTAG's überein, sie widersprechen der GÖTTE'schen Angabe, dass von Anfang an eine Anzahl Dermazellen innerhalb der Basis der Epidermiseinsenkung eingeschlossen sei. Dagegen stimme ich mit KÖLLIKER und FEIERTAG darin überein, dass eine solide und manchmal flaschenförmige Einsenkung der Epidermis in das Derma gebildet werde. FEIERTAG beobachtete auch die Ansammlung von Dermazellen unter der Basis der Einsenkung von den frühesten Stadien an, wie ich sie in meiner Darstellung beschrieben habe.

Bezüglich der Haaranlage selbst stehen meine Beobachtungen am Stachel denen KÖLLIKER's entgegen, welcher »die Entstehung der Haare gleich in ihrer ganzen Länge mit Spitze, Schaft und Zwiebeln« durch eine Differenzirung der am meisten central gelegenen Zellen der Epidermiseinsenkung erfolgen lässt. Auch FEIERTAG's Darstellung stimmt in diesen Punkten nicht mit den von mir gemachten Beobachtungen überein. Er sagt: »Im Haarkeim (das ist die Epidermiseinsenkung meiner Beschreibung) tritt unter fortwährender Vermehrung der Zellen allmählich eine Scheidung ein in

---

<sup>1</sup> Nach FEIERTAG werden nur bei dem ersten Haarkeime bei sehr jungen Embryonen Höckerchen gebildet. Er sagt, dass »die Zahl der auf Cutishöckerchen sich bildenden Haarkeime im Vergleich zu den ohne Cutishöckerchen entstehenden sehr gering ist«. FEIERTAG untersuchte Schafs- und Schweineembryonen.



einen centralen und einen peripheren Abschnitt. Die Differenzirung wird eingeleitet durch ein allmähliches Längerwerden der Zellen des centralen Theiles und wird mit einer Verhornung der äußersten Schicht des centralen Theiles beschlossen. Die verhornten Zellen bilden einen Kegelmantel, welcher den centralen Theil des Haarkeimes von dem peripherischen Theil scheidet. Die Zellen des peripherischen Theiles liefern das Material zur äußeren Haarscheide; die Zellen des centralen Theiles liefern das Material für den Haarschaft und für die innere Haarscheide.« FEIERTAG sagt ferner: »niemals ist die Papille bei der ersten Anlage des Haarkeimes sichtbar«. Die Darstellungen und Zeichnungen beider, KÖLLIKER's und FEIERTAG's, zeigen, dass sie zuerst in dem Centrum der Einsenkung undeutliche Anzeichen des sich entwickelnden Schaftes und der inneren Scheide fanden, und dass nur später diese Theile deutlich ausgeprägt wurden. Das führt mich zur Annahme, dass sie die degenerirenden centralen Zellen oder die ausgezogenen Intermediärzellen, welche später einen Theil der äußeren Scheide bilden, für den Schaft hielten. Meine Beobachtungen zeigen deutlich, dass keine der vor dem Einwärtsdrängen der Pulpa in der Einsenkung vorhandenen Intermediärzellen einen Theil des Stachels oder der inneren Wurzelscheide bilden<sup>1</sup>.

FEIERTAG fand, dass die Zeit, zu welcher die Papille auftritt, nach den Thiergattungen außerordentlich verschieden ist. Auch beim Igel ist dieses bei Haaren von verschiedener Größe der Fall. Aber niemals habe ich vor dem Auftreten der Papille auch nur eine Spur von Haaren gefunden.

Die Art und Weise der Entstehung des Haares über der vorher gebildeten Papille finde ich in vollkommener Übereinstimmung mit GÖTTE's Angaben. Dieser unterscheidet: »1) die beiden ursprünglichen Lagen des Fortsatzes als Anlage der äußeren Scheide; 2) innerhalb dieser die kegelförmige, von der Papille stammende Anlage des Haares und der inneren Scheide.« GÖTTE machte diese Beobachtungen an Schafsembryonen, und desshalb widerspricht seine Darstellung direkt der FEIERTAG's. GÖTTE beschrieb auch in der Achse des oberen Drittheils der Anlage eine eigenthümliche Bildung von mehreren runden Körperchen, welche wie Fett aussehen und in

---

<sup>1</sup> Es wäre aber übereilt, anzunehmen, dass die Entwicklung aller Haare genau der des Stachels gleicht, so dass ich nur auf die Verschiedenheit hinweise.

einer Reihe hinter einander liegen. Er spricht von dieser Bildung als »einem Vorläufer des eigentlichen Haares«, während ich mit der von mir in dieser Gegend beobachteten Zelldegeneration Übereinstimmung finden möchte.

Bezüglich der inneren und äußeren Wurzelscheide scheinen alle Beobachter in der Hauptsache einig zu sein.

Wir wenden uns jetzt zur Entwicklung der inneren Theile des Stachels. Der Stachel wächst während seiner frühesten Stadien von der Pulpa aus aufwärts als ein solides Gebilde. Bald jedoch lassen diejenigen Cylinderzellen, welche unmittelbar über der Spitze der Pulpa liegen, entweder langsamer als die gegen die Seiten gelegenen Zellen Intermediärzellen hervorgehen, oder hören für eine Zeit lang überhaupt auf, Intermediärzellen zu produciren. Somit entsteht jetzt eine schmale Verlängerung der Papille nach aufwärts in der Achse des wachsenden Stachels. Diese Verlängerung der Papille nach aufwärts bekommt allmählich einen größeren Durchmesser in dem Maße, als die Intermediärzellenproduktion mehr und mehr auf die Seiten der Papille beschränkt wird; und schließlich, wenn diese Intermediärzellenproduktion vollständig in der Gegend der wachsenden Kreppe stattfindet, wächst der Stachel aufwärts<sup>1</sup> als ein cylindrisches Gebilde, welches für die Papille eine weite Höhlung umschließt.

Bald nach dem ersten Auftreten der Verlängerung der Papille entsteht rings um dieselbe auf den epidermalen Wänden des Stachelkeimes eine Reihe von Längsleisten (s. Fig. 43). In dem Maße, als der Stachel wächst, als die Verlängerung der Papille nach oben an Größe zunimmt, und die epidermalen Wände des Stachels an Dicke abnehmen, werden die Fortsetzungen dieser Falten nach unten immer bedeutender. Ihre Entstehungsweise gleicht ganz genau derjenigen der Leisten beim definitiven Federkeim. Wenn die Wände des Stachelkeimes eine bestimmte Dicke erreicht haben, tritt längs ihrer Innenfläche eine Reihe von longitudinalen Rinnen auf, und diese nehmen an Tiefe zu, bis die innere Hälfte der Dicke dieser Wände in eine Anzahl paralleler Leisten getheilt ist. Einen Durchschnitt nahe der Basis eines in Entwicklung begriffenen Stachels (s. Fig. 42) gerade da, wo diese Leisten sich bilden, kann man kaum unterscheiden von einem solchen durch die Basis eines Feder-

<sup>1</sup> Ich spreche so der Kürze halber von dem Aufwärtswachsen des Stachels. In Wirklichkeit wächst ja der Stachel nicht aufwärts, sondern seine Basis wächst abwärts, wie schon früher aus einander gesetzt wurde.

keimes. Die Ähnlichkeit verschwindet aber bald, indem diese Leisten bei dem Stachel sehr rasch gegen die Papille einwärts wachsen, sie in eine Anzahl tiefer longitudinaler Abschnitte theilen und nur eine kleine centrale Partie ungetheilt lassen (s. Fig. 49).

Mit beginnender Verhornung entstehen innerhalb dieser Leisten hornige Lamellen, die mit der Rindenschicht zusammenhängen. Aber diese Lamellen reichen niemals bis an die inneren Kanten der Leisten, die nach der Verhornung der Lamellen fortfahren, gegen die Längsachse einwärts zu wachsen.

Nach einiger Zeit treffen sich die freien inneren Kanten der Leisten und verschmelzen in der Mittellinie unter einander (s. Fig. 50); und so finden wir denn in diesem Stadium eine centrale Masse von Intermediärzellen, welche Masse durch radiär verlaufende Züge (wie sie im Querschnitt aussehen) sich in die Lamellen peripherisch fortsetzt. Zwischen den radiär verlaufenden Zügen erhalten sich noch die seitlichen Fächer der Papillenreste, aber die Cylinderzellen, die sie umgeben, produciren rasch Intermediärzellen und bald sind auch jene verschwunden. Das Innere des Stachels ist jetzt von Intermediärzellen erfüllt, die in der Umwandlung zu Markzellen begriffen sind.

Diese Veränderungen gehen allmählich während des Wachstums des Stachels von oben nach unten vor sich, und Hand in Hand mit ihnen geht eine Resorption der oberen Theile des Papillengewebes. Die Lamellen der Rindenschicht, die einwärts in die beinahe homogene Masse von Markzellen vorragen, sind Alles, was später als das Resultat der Leistenbildung zurückbleibt. Die Bedeutung dieser Leistenbildung wollen wir in dem Schlusstheil dieser Arbeit besprechen.

Die Art und Weise, auf welche die Markzellen beim Stachel gebildet werden, ist derjenigen ähnlich, wie sie bei der Feder sich findet. Im Inneren der Intermediärzellen tritt eine Höhlung auf, unmittelbar um den Kern, und nimmt an Größe zu; bald darauf verhornt das periphere Protoplasma der Zelle. Aber die Markzellen des Stachels sind nie so groß, wie jene des Federschaftes; später scheinen sie sich von einander zu trennen und zwar in Gruppen, die eine Anzahl von mehr oder weniger quer verlaufenden Reihen bilden. Diese Reihen sind schon in dem in Fig. 48 dargestellten Stadium angedeutet; später jedoch trennen sie sich noch mehr von einander; doch ist ein Grund für dieses Verhalten nicht ersichtlich. Die hohlen Markzellen reichen nicht vollständig bis zur Spitze des Stachels. In dieser lassen die Intermediärzellen augenscheinlich mehr solide Horn-

zellen und Fasern entstehen. Weiter abwärts sehen wir die Markzellen in dem Centrum auftreten und finden sie zuerst durch hornige Fasern mit der Rindenschicht in Verbindung. Noch weiter unten bestehen die diese seitlichen Fasern zusammensetzenden Zellen ebenfalls aus Markzellen, und schließlich ist das ganze Innere des tieferen Theiles des Stachels von einer Masse von Markzellen erfüllt, die sich jedoch bald, wie schon erwähnt, in quer verlaufende Reihen auflöst.

Wenn der Stachel sich seiner Vollendung naht, nimmt sein Durchmesser gegen die Basis zu ab, und zu derselben Zeit nimmt die Rindenschicht im Verhältnis zur Marksubstanz an Dicke zu und die Leisten verschwinden allmählich. Die Marksubstanz wird schließlich auf einen kaum wahrnehmbaren Strang in der Achse der Rindenschicht reducirt. Das letzte Stadium in der Entwicklung ist die Bildung einer Rindenschichtenvergrößerung, der sogenannten Zwiebel oder des Kolbens, in dessen Centrum die Marksubstanz endigt. Wie mir scheint, wird die Zwiebel folgendermaßen gebildet. Die Papille zieht sich aus der Basis des Stachels zurück, und die Cylinderzellenlage des Stachels wird zu derselben Zeit ausgestülpt, bis sie nur den basalen Theil der Cylinderzellenlage des Follikels bildet. Sie produziert aber noch weiter Rindenzellen und lässt so die Verdickung oder die Zwiebel entstehen. So kommt es, dass die Zwiebel in organischer Verbindung mit dem basalen Theil der Schleimschicht des Follikels bleibt, d. h. mit der äußeren Wurzelscheide, und dass in der Gegend der Zwiebel keine innere Wurzelscheide gebildet wird. Man könnte sogar sagen, dass die Zwiebel, theilweise wenigstens, von der äußeren Wurzelscheide gebildet wird<sup>1</sup>.

LWOFF untersuchte die Stacheln nicht in den frühen Entwicklungsstadien, sondern nur in verschiedenen Wachsthumzuständen, die er an einem jungen Igel nach der Geburt fand. Er fand in der inneren Wurzelscheide drei Zelllagen, deren eine der äußeren HENLE'schen Schicht, während die beiden anderen der inneren HUXLEY'schen Schicht angehörten. Er ist mit UNNA einverstanden, dass die HENLE'sche und HUXLEY'sche Schicht »genetisch durchaus zusammengehören«; aber er ist der Meinung, dass diese später »vollkommen von einander geschieden werden«. Meine Beobachtungen bestätigen diese letzte An-

<sup>1</sup> LWOFF behauptet, dass ein Theil der Pulpa innerhalb der Zwiebel eingeschlossen bleibe. Dies scheint mir nicht so zu sein, indessen habe ich diesem Stadium keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

nahme nicht, sondern zeigen, dass beide Schichten nach der Verhornung noch mit einander verbunden sind, wenn man sie auch künstlich leicht von einander trennen kann. Wie ich, so fand auch LWOFF kein Oberhäutchen der Wurzelscheide; aber er meinte, dass der Abdruck des Haaroberhäutchens auf der innersten Lage der HUXLEYschen Schicht das äußere Ansehen hervorrufe, welches als jenes beschrieben wurde.

### Schlussbetrachtungen.

Die frühen Entwicklungsstadien der Feder, während deren sie den Bau einer einfachen Hautpapille besitzt, im Zusammenhalte mit der Verwandtschaft der Vögel und der Reptilien, haben wiederholt dazu veranlasst, die Feder von der Schuppe abzuleiten. KERBERT stellt in seiner Abhandlung »Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere« die Sache folgendermaßen dar. »Die erste Anlage von Schuppen, Federn und Haaren ist immer eine einfache Erhebung der Cutis. Während bei der Haarpapille bald dadurch eine Veränderung eintritt, dass sie durch die wuchernde Schleimschicht umwachsen und allmählich in die Tiefe gedrängt wird (GOETTE), ist dies bei der Schuppen- und Federpapille nicht der Fall. Beide Anlagen wachsen erst eine Zeit lang radiär-symmetrisch weiter. — Bei der Schuppenpapille hört dieses radiär-symmetrische Wachsthum auf, die Papille biegt sich etwas nach hinten um und wird mehr oder weniger abgeplattet.« Dagegen bei der Federpapille dauert das radiär-symmetrische Wachsthum fort. »Dies ist also,« sagt KERBERT, »der wichtige Unterschied zwischen Schuppen- und Federpapille« (l. c. pag. 235—236).

Im Bau der ausgewachsenen Pinguinfeder sah KERBERT ein wichtiges Zwischenglied zwischen Feder und Schuppe. Er glaubte zu finden, dass diese breiten, schuppenartigen Federn von anderen Federn sich dadurch unterschieden, dass sie »bleibende Papillen« besäßen, dass aber durch diese Formen »der Unterschied zwischen Schuppen und Federn vollständig aufgehoben sei«. »Übrigens,« fährt er fort, »giebt es auch weiter noch genug Übergänge zwischen Schuppen und Federn, Federn nämlich, von welchen weiter nichts als die Spulen ausgebildet sind (z. B. unter den Reihern) und die eine vollständige Ähnlichkeit besitzen mit den kegelförmigen Schuppen bei Moloch unter den Reptilien.«

KLEE versucht es nicht, Feder und Schuppe einander etwas

näher zu bringen. Auch ward es durch STUDER's Beschreibungen, nach denen die ganze Schleimschicht als ein Theil der Feder verhornte, unmöglich Feder und Schuppe als ganz homologe Gebilde anzusehen. KLEE betrachtet die Spule als den ursprünglichen Bestandtheil der Feder und sagt: »Federn, die eine sehr starke Rückbildung erfahren haben, zeigen in der That nur eine Spule, deren oberer Rand ein wenig ausgefranst erscheint, wie das an den Flügelfedern von *Aptenodytes pat.* deutlich zu sehen ist. Die Federn treten dort den Schuppen ziemlich nahe.« Wie wir aber jetzt wissen, besitzen alle definitiven Federn eine bleibende Papille, so dass die Pinguinfedern in dieser Beziehung keine Ausnahme von anderen Federn machen. Auch hat STUDER gezeigt, dass die Pinguinfedern aus Spule, Schaft und Fahne bestehen, dass sie genau wie andere definitive Federn sich entwickeln und dass ihnen eine Pinseldune vorangeht. Desshalb ist kein Grund vorhanden, die Pinguinfeder als etwas Anderes, denn eine sehr modificirte definitive Feder zu betrachten<sup>1</sup>.

Ich muss sagen, dass auch ich an der Existenz von Federn zweifle, »von denen weiter nichts als die Spule ausgebildet ist«. Ich habe absolut keine genauen Beschreibungen solcher Gebilde finden können. NITSCH zeigte, dass die haarartigen Fadenfedern aus Schaft und Spule beständen. Durch HOLLAND erfahren wir, dass »die fahnenlosen Bartborsten an der Schnabelwurzel vieler Vögel, eben so die Augenwimpern aus Spule und Schaft bestehen«, und GADOW sagt: »Die steifen, schwarzen Flügelsporen von *Casuaris* sind die außerordentlich entwickelten, aber fahnenlosen Kiele ursprünglicher Schwungfedern.« Wenn alle diese borstenähnlichen Federn nur modificirte definitive Federn sind — und das zu zeigen, bezwecken alle bis jetzt veröffentlichten und mir bekannten Beschreibungen —, dann dürfen wir nicht erwarten, in ihnen die Übergänge zwischen Schuppen und Federn zu finden.

Man könnte vielleicht mit Recht einwerfen, dass ja einige der rudimentären Federn, die sich am Laufe finden, »nur eine Spule

---

<sup>1</sup> Hierzu sind noch folgende Thatsachen in Betracht zu nehmen: Erstens ist der Pinguin ein blindgeborener Nesthocker, und zweitens hat der fossile Pinguin, der im tertiären Sandstein von Neuseeland gefunden wurde, einen verhältnismäßig größeren Humerus als die jetzt lebenden Pinguine (s. STUDER's Abhandlung). Die erste dieser Thatsachen zeigt, dass der Pinguin nicht als ein sehr primitiver Typus betrachtet werden könnte und die zweite, dass er wahrscheinlich von flugbegabten Vorfahren abstammt.

zeigen, deren oberer Rand ein wenig ausgefranst erscheint; aber da kann doch kein Zweifel darüber herrschen, dass dies rückgebildete definitive Federn sind, und ich kann keinen Grund erkennen für die Annahme, dass sie einen primitiven Zustand darstellen<sup>1</sup>.

So dürfen wir, glaube ich, behaupten, dass bis jetzt noch keine Gebilde bekannt geworden sind, welche mit Recht als Übergänge zwischen der Schuppe und der Feder angesehen werden könnten, und dass das einzige Beweismittel, auf das wir die Beziehungen der Feder zu anderen Gebilden stützen können, in der Geschichte der Entwicklung liegt. Die Thatsachen, die uns ihre Entwicklung darbieten, können hier allein entscheiden. Wir gehen jetzt zur Betrachtung dieser Thatsachen über.

Das erste Anzeichen der Entwicklung der Feder besteht in einer geringen Hautverdickung, und obgleich KERBERT dieses Stadium in der Entwicklung der Schuppen nicht beschreibt, so giebt er

---

<sup>1</sup> Ich muss hier eines Versuches Erwähnung thun, den Dr. GADOW in seiner Bearbeitung der Vögel in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs gemacht hat, nämlich den, Übergänge zwischen Schuppen und Federn in der Laufbekleidung der Ratiten zu finden. »Die Reihenfolge,« sagt er, »ist diese: 1) Schuppe mit breiter Basis. 2) Ein Theil der Schuppe erhebt sich über den Rest und bildet einen etwas nach hinten gerichteten Vorsprung oder Rand. Der Hornüberzug ist an dieser Stelle verdickt. 3) Die Schuppe erhält einen ausgezähnten Rand, indem der Basaltheil kleinere Papillen trägt. 4) Um jede und auf jede dieser kleineren Cutispapillen wächst die Epidermis zu einer geringen Anzahl kurzer verhornender Fortsätze aus, der Basaltheil verändert seine flache Gestalt in eine mehr rundliche. Hieraus entsteht die Embryonaldune mit mehreren gleichwerthigen Schäften.«

Mein erster Einwand gegen diese Reihenfolge liegt in der Thatsache, dass wir bei der Entwicklung der Embryonaldune niemals auch nur eine Spur oder ein Anzeichen solcher kleiner, sekundärer Cutispapillen finden. Weit entfernt, darauf hinzuweisen, dass jeder Strahl auf einer kleinen, aber freien Cutispapille entstand, scheint vielmehr die Entwicklung in unzweideutiger Weise zu zeigen, dass diese Strahlen durch das Aufspringen der Wände eines Gebildes entstanden, welches selbst sich um eine einzelne centrale Pulpa oder Lederhautpapille entwickelte. Ein weiteres Bedenken bietet die Thatsache, dass es, wie gezeigt, sehr wahrscheinlich ist, dass die Schuppen auf dem Lauf und auf der dorsalen Fußfläche in allen Fällen sekundäre Gebilde sind, welche als Falten und Verdickungen der Haut um die Ansatzpunkte der Federn entstanden sind oder bisweilen möglicherweise unabhängig von den Federn. Wenn wir meine Beobachtungen über die Laufbekleidung in Betracht ziehen, so müssen wir es als äußerst wahrscheinlich betrachten, dass die Gebilde, welche GADOW als Schuppen mit ausgezähnten Rändern etc. angesehen hat, nichts weiter als Schuppen sind, welche noch die Rudimente von atrophirten Federn an sich tragen.

doch an, dass die Epidermis der Erhebung gleich von Anfang an dicker sei als die der übrigen Haut, und er bildet sie auch als solche ab. Wir dürfen daher mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit annehmen, dass das erste Stadium in der Entwicklung dieser zwei Gebilde in einer geringen lokalen Verdickung der Haut bestanden habe. —

Das nächste Stadium können wir uns in der Form eines radiärsymmetrischen Höckerchens denken, so wie es das ganze Leben hindurch bei den jetzt lebenden Geckotiden und bei den Chamaeleonten zu finden ist. Wir können annehmen, dass solche Höckerchen allmählich nach hinten sich umbiegen. Damit kommen wir zu dem Punkte, bei welchem Schuppen und Feder, oder besser gesagt, das Gebilde, welches später die Feder hervorgehen lässt, von einander abzuweichen scheinen. Die Schuppe hat sich mehr und mehr ausgestreckt und lässt einen dicken oberen und einen dünnen unteren Überzug unterscheiden, während das Gebilde, welches die Feder hervorgehen ließ, nie seine cylindrische Form ganz verliert. Zu diesen äußerlichen Verhältnissen kommen noch innere, welche wieder in beiden Gebilden theils Ähnlichkeiten, theils Verschiedenheiten begründen. Da wir wissen, dass die Cylinderzellenlage bei der sich entwickelnden Feder der Verhornung nicht unterliegt, ist hierin ein Punkt der Übereinstimmung gegeben. Jedes besteht aus einer dauernden Cutispapille (d. i. einer Papille, an der das Derma und die Epidermis theilhaftig ist) und einem zeitweiligen hornigen Überbau. Die Unterschiede zwischen beiden sind Unterschiede in der Form dieses hornigen Überbaus und Unterschiede in der Art und Weise der Entwicklung, welche durch diese Differenzen eben jener Form bedingt sind.

Nehmen wir also vorläufig an, dass die Feder sich von der Schuppe ableite, so wird unsere fernere Aufgabe sein, im Gange der Entwicklung zu zeigen, wie die Differenzen zwischen den beiden Gebilden entstanden, und wenn wir im Verlauf der Entwicklung eine Reihe einfacher und im Einzelnen für den jeweiligen Organismus vortheilhafter Differenzirungen an Schuppe und Feder sich darstellen sehen, werden wir annehmen dürfen, in der Erkenntnis, dass die Feder nur eine modificirte Schuppe sei, die letzte Lücke ausgefüllt zu haben.

Versuchen wir einmal an den ausgebildeten Theilen Homologien zu erkennen, nachdem wir solche in gewissen Stadien der Anlage bereits erkannt haben. Die Unterfläche der untersten Scheidewand



der Federseele, welche sich während der ganzen Lebensdauer einer jeden Feder in organischer Verbindung mit ihrer bleibenden Cutispapille erhält, entspricht der Unterfläche der Hornschuppe, welche während des ganzen Lebens einer jeden Schuppe ebenfalls in Verbindung mit ihrer bleibenden Cutispapille steht. Die Epitrichialschicht und die äußersten hornigen Lagen der Feder, welche der Epitrichialschicht und den äußersten hornigen Lagen der Schuppe entsprechen, gehen, wie wir gesehen haben, während der Entwicklung größtentheils verloren. Die ganze Feder entspricht dann in allen ihren Theilen den einfachen hornigen Lagen der Schuppe und die Räume innerhalb der Spule müssen als Intercellularräume betrachtet werden, welche zwischen einzelnen dieser Lagen aufgetreten sind. Die Ausdehnung der Cutispapille nach oben innerhalb der sich entwickelnden Feder könnte leicht zu der Annahme führen, dass die inneren Seiten der Federstrahlen und die inneren Seiten der Spulenwände der inneren Seite der Hornschuppe entsprechen, welche in diesem Falle dauernd mit der Cutispapille in Verbindung bleibt. Aber schon eine oberflächliche Betrachtung zeigt uns, dass das nicht der Fall ist, und dass kein Theil der Cutispapille der Schuppe dieser Ausdehnung der Feder-cutispapille nach oben entspricht.

So lassen bei der sich entwickelnden Schuppe die Cylinderzellen fort und fort an allen Theilen der Cutispapille Epidermiszellen hervorgehen, welche später verhornen, um einen Theil der Hornschuppe zu bilden. Bei der sich entwickelnden Feder hingegen ist das nur in den allerfrühesten Stadien der Fall. Später wird die Produktion von Epidermiszellen, die dazu bestimmt sind, einen Theil der Feder zu bilden, ganz auf die Seiten der Cutispapille beschränkt, während die apicale Portion der Cutispapille sich nach oben in das Innere des so zu Stande gekommenen Hohlgebildes erstreckt. Die Cylinderzellen dieser nach oben gerichteten Fortsetzung bilden, wie wir gesehen haben, eine bloße Membran, welche die wachsenden und verhornenden Epidermiszellen von dem Pulpagewebe trennt. Wenn schließlich die Bildung der Feder vollendet ist, so wird das Pulpagewebe der nach oben gehenden Verlängerung resorbirt, und die Cylinderzellen lassen eine Reihe von hornigen Gebilden hervorgehen. Hingegen erhält sich die untere Portion der Cutispapille, auf deren Seiten die eigentliche Produktion der Feder vor sich geht, als die bleibende Papille der Feder und erzeugt zur Zeit der nächsten Mauser wieder eine andere zeitweilige nach oben gerichtete Fortsetzung innerhalb der neuen Feder. So erkennen wir, dass die außer-

ordentlich große Verlängerung der Cutispapille der sich entwickelnden Feder ein sekundäres und nur temporäres und embryonales Gebilde ist, welches den Zweck hat, die wachsenden Epidermiszellen mit Nahrung zu versorgen. Es giebt, wie schon bemerkt, keinen Theil der Cutispapille der Schuppe, welcher ihr entspräche.

Wir müssen stets im Auge behalten, dass mit den Veränderungen in der Form, welche die Feder von der Schuppe unterscheiden, die eben angedeuteten Veränderungen in der Art und Weise der Entwicklung aufgetreten sind, nämlich die Einschränkung der Produktion von den die Feder zusammensetzenden Epidermiszellen, an der Seite der Cutispapille, das Längenwachsthum der Epidermiszellen und die zeitweilige Fortsetzung der Cutispapille nach oben.

Es ist der Mühe werth, hier nochmals auf die Art und Weise einzugehen, in der die Ausdehnung der Cutispapille nach oben bei dem sich entwickelnden Stachel beginnt. Hier dauert die gleiche Produktion von Epidermiszellen auf allen Theilen der Cutispapille eine viel längere Zeit fort als bei der Feder, und in Folge dessen wächst der Stachel zuerst als ein solides, konisches Gebilde aufwärts. Bald aber lassen die mehr central gelegenen Cylinderzellen entweder langsamer Epidermiszellen hervorgehen, als es die mehr lateral gelegenen thun, oder sie hören sogar für eine Zeit lang überhaupt auf, Epidermiszellen zu produciren. Jetzt aber beginnen sie sich innerhalb ihrer eigenen Lage zu vermehren, verbunden mit einer Verlängerung der Cutispapille. Schließlich zieht sich wie bei der Feder die Verlängerung zurück, und ihre Cylinderzellen lassen hornige Marksubstanz hervorgehen.

Es ist kein Beweis dafür da, dass die Schuppe, von welcher die Feder sich herleitet, jemals in ein solides horniges Gebilde sich umgewandelt hatte, nur die Thatsache, dass in einem früheren Stadium die um die Spitze der Federpapille ziehende Epidermis dicker ist als anderswo, könnte in jener Richtung verwerthet werden. Zwar ist die Art und Weise des Wachstums der Federpapille genau dieselbe, wie sie sich bei einem ursprünglich soliden hornigen Gebilde finden würde, indem die centralen hornigen Theile durch eine Fortsetzung der Cutispapille nach oben verdrängt werden, wie das ja auch beim Stachel der Fall zu sein scheint. Aber das Auswachsen der Cutispapille nach oben, wie wir ja gesehen haben, ist nur eine vorübergehende Erscheinung und das Innere der Feder wird schließlich von hornigen Gebilden eingenommen.

Ich halte es nicht für ungerechtfertigt, anzunehmen, dass das

nächste Stadium in der Entstehung der Feder in einer Verdickung der um die Spitze des nach hinten gebogenen Höckerchens gelegenen Epidermislagen bestand, und dass auf diese Weise ein jedes dieser Gebilde allmählich in einen kurzen, dicken, haarartigen Fortsatz auslief. Diese Haarschuppen konnten, abgesehen davon, dass sie die Haut vor Verletzungen schützten, auch zur Erhaltung der Körperwärme beitragen, denn die unteren, die Pulpa enthaltenden Theile würden durch die oberen haarartigen Fortsätze überdeckt werden. Das dürfen wir aber annehmen, dass es die Erhaltung der Körperwärme war, welche durch die Umwandlung der Schuppe in die Feder gewonnen ward. Später wurden wohl die haarartigen Fortsätze durch einen Process, analog dem bei der Entwicklung des Stachels beobachteten, in hohle cylindrische Gebilde umgewandelt; diese bestanden aus einer äußeren Rindenschicht und einem inneren lockereren, hornigen Gewebe und gewannen so an Leichtigkeit. Das vorübergehende Auswachsen der Cutispapille nach oben und das Längenwachsthum der Epidermiszellen konnten nach und nach zu derselben Zeit auftreten. Weiter müssen wir annehmen, dass in demselben Maße, wie diese Gebilde in die Länge wuchsen, die Epidermis an ihrem Übergange in jene der Haut zuerst an Dicke zunahm und dann eine epidermale Einsenkung nach unten bildete. Endlich wird auch das Bindegewebe der Lederhaut an der Befestigung jener Haarschuppen an der Haut betheiligt, indem es zur Follikelbildung Verwendung findet. Auf diese Weise kam die Cutispapille allmählich unter die Haut zu liegen und so entstand eine unvollständige Hauttasche.

Die natürlichste Auslegung der durch die Entwicklung gebotenen Thatsachen leitet uns zu der Annahme, dass das Gebilde, welches durch das Aufspringen seiner Wände die erste primitive Pinseldune hervorgehen ließ, etwa ein solch mehr oder weniger hohles cylindrisches Gebilde war, wie wir es eben beschrieben haben. Als nächste Stufe in der Entstehung der Feder müssen wir jenes Aufspringen der hornigen Wände ansehen, wobei die Substanz des vorspringenden oberen Theiles der Haarschuppe der Länge nach sich in eine Anzahl von Strahlen spaltete, während der untere Theil der Haarschuppe, welcher in die Haut eingewachsen war, sich ungetheilt erhielt und so die Spule hervorgehen ließ<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Wie wir gesehen haben, entstanden die Leisten bei der Taube und bei dem Hühnchen auf wenig verschiedene Weise. Wir können die Verhältnisse bei dem

Bezüglich der Ursache dieses Aufspringens können wir nur vermuthen, dass die die Ablösung der äußersten Schicht einleitenden Vorgänge jenen konform sein werden, wie sie bei der Häutung der Reptilien wirksam sind. Da aber die den Häutungsprocess resp. den Bau der Schuppe untersuchenden Forscher, wie KERBERT, TODARO und BATELLI über die Lagen nicht einig sind, welche die Reptilienschuppe zusammensetzen; und welche bei jeder Häutung abgeworfen werden, und auch nicht ganz über die Art und Weise, in welcher die Häutung stattfindet, so müssen wir uns darauf beschränken, nur auf die Ähnlichkeit des Allgemeinen hinzuweisen.

Das Bild, welches uns die Entwicklung der Feder darbietet, kann uns also Anleitung geben, die Kluft zwischen der Schuppe und der Feder durch die Annahme einer Reihe von Modifikationen zu überbrücken, von denen jede besser als ihre Vorgängerin dem Zweck des Schutzes der Körperwärme angepasst war.

Die Stadien, welche wir in der Entstehung und Entwicklung der Feder verfolgen können, wären also folgende: 1) Eine einfache Verdickung der Haut. 2) Ein radiär-symmetrisches Höckerchen. 3) Ein rückwärts gerichtetes Höckerchen, dessen hornige Lagen rings um die Spitze verdickt wurden. 4) Ein rückwärts gerichtetes Höckerchen, dessen Spitze in einen kurzen, dicken, haarartigen Fortsatz auslief. 5) Ein längeres haarartiges Gebilde, das aus einer festen Rindenschicht und lockererem axialen Gewebe bestand, und dessen Basis mit der Cutispapille unter die Haut eingesunken war. 6) Durch das Aufspringen der Wände des freien hervorragenden Theiles dieses letzteren Gebildes ward das umschlossene Gewebe frei, welches, sich in einzelne Stränge sondernd, die primitive Pinseldune entstehen ließ.

Ein weiterer Unterschied zwischen der Feder und der Schuppe besteht in dem Zusammenhang, welcher zwischen successiven Federn beobachtet wird. Zwischen nachwachsenden definitiven Federn ist der Zusammenhang gewöhnlich nur ein oberflächlicher und oft kann man, wenn die alte Feder weggefallen ist, sehen, dass die neue an ihrer Spitze ganz von der Federscheide eingeschlossen ist. Der Zusammenhang ist am deutlichsten bei den Schwungfedern und den ihnen vorangehenden Erstlingsdunen ausgeprägt, wo die

---

Hühnchen, wo die Papillenwände zuerst fast ihre ganze Dicke erreichen und dann erst durch eine Reihe von Längsfurchen getheilt werden, für primitiver halten als die bei der Taube, wo die Leisten direkt als eine Reihe von Verdickungen entstehen, denn die Entwicklungsart der letzteren erscheint kürzer als die der ersteren.

Leistenbildung sich ohne Unterbrechung von den Wänden der Dunenpapille in die Wände der definitiven Federpapille fortsetzt. Die ungeheure Schnelligkeit, mit welcher hier die Entwicklung der definitiven Feder jener der Dune folgt, scheint hauptsächlich diesen Zusammenhang zu erklären. Jedenfalls können wir es als eine sekundäre Erscheinung betrachten, die von der größeren oder geringeren Einschränkung der Produktion der Epidermiszellen an den Seiten der Cutispapille vom ersten Anfang der Entwicklung an herrührt.

Die Erstlingsdune der Taube, welche aus einer Anzahl gleichartiger mehr oder weniger abgeplatteter horniger Strahlen besteht, die keine Nebenstrahlen und Marksubstanz besitzen, scheint der primitivste jetzt existierende Federtypus zu sein. Und nähere Prüfung scheint die Annahme zu unterstützen und anzudeuten, dass die Nebenstrahlen zuerst an der Basis der Strahlen auftraten und allmählich sich nach oben ausdehnten. Unter allen bis jetzt beschriebenen Formen von Erstlingsdunen besetzen Nebenstrahlen nur manchmal mehr als zwei Drittel der Länge der Strahlen, während das obere Drittel gewöhnlich ganz frei davon ist. Dieses obere Drittel wird manchmal als borstenartig beschrieben wie bei den *Lamellirostres*, manchmal ist es in einen linearlanzettförmigen Fortsatz ausgezogen wie bei *Struthio* und *Dromaeus* (nach NITSCH); manchmal ist es breit, fast bandartig wie bei *Psittacus* (s. GADOW's Verzeichnis); manchmal dagegen sind die Strahlen bis an die äußerste Spitze dicht mit Nebenstrahlen besetzt. Wenn wir beachten, bis zu welchem Grade die Erstlingsdunen bei der Taube entwickelt sind, so müssen wir sie als in Funktion stehend betrachten; und es ist schwer zu begreifen, dass, wenn Nebenstrahlen einmal erworben waren, sie wieder verloren gegangen wären. Bei Vögeln, deren Erstlingsdunen sehr rudimentär sind, ist dieses in der Anzahl und Größe der Federn ausgesprochen; die Nebenstrahlen erhalten sich bis zum Untergang der Feder, wo sie fehlen, liegt wohl ein niedriger Zustand der Dune, nicht aber ein rückgebildeter vor.

Es ist also wahrscheinlich, dass die erste Feder (in der Dunenform) aus einer Anzahl einfacher horniger Strahlen bestand, und dass die einzige Veränderung, wie sie bei den Erstlingsdunen der Taube stattgefunden hat, in der Ausbreitung dieser Strahlen bestand, wodurch die Körperwärme wirksamer erhalten wurde. Bei anderen Federn wurde ein Bündel horniger Fasern mit freien Enden entwickelt, deren einzelne zuerst an der Basis verbunden blieben. Solche breiteten sich an den Strahlen nach oben längs deren Seiten aus,

und so entstanden die Nebenstrahlen. Möglicherweise ging bei diesen Federn, die mit ausgezogenen Spitzen versehen sind, die Abplattung der Strahlen dem Erwerb von Nebenstrahlen voraus, die bandartigen Spitzen eines Nesthockers wie des *Psittacus* sind kaum auf eine andere Weise zu erklären<sup>1</sup>.

In dem von GADOW gegebenen Verzeichnis der bis jetzt beschriebenen Formen von Erstlingsdunen finden wir, dass die große Majorität Pinseldunen sind und dass nur bei *Rhea*, *Casuarus gal.*, *Dromaeus*, den Rasoren und *Lamellirostre* ein Schaft vorkommt. Über die Entstehungsart des Schaftes giebt es hauptsächlich zwei Meinungen. Die eine ist die von BURMEISTER, wonach der Schaft »eine mit Verdickung verbundene Verlängerung des oberen Randes der Spule ist«. Die zweite, von den meisten neueren Autoren festgehaltene Ansicht ist die, dass ein Strahl an Größe zunimmt, einen Hauptstrahl bildet und allmählich die übrigen Strahlen aufnimmt.

Indem wir uns auf die bei *Dromaeus* und bei der Ente gebotenen Übergänge berufen, können wir die Entstehung des Schaftes auf folgende Weise denken. Die erste, aus einer Anzahl gleichartiger Strahlen bestandene Pinseldune, deren Strahlen alle in derselben Höhe in die Spule übergingen, wurde verändert, indem die obersten oder am meisten nach außen gelegenen Strahlen der Feder länger wurden als die anderen. So ist es der Fall bei *Struthio*. Dann vereinigten sich die zwei obersten und längsten Strahlen mit einander eine kurze Strecke, ehe sie in die gemeinsame Spule übergingen. Der gemeinsame basale Theil dieser beiden Federn nahm dann an Länge zu, und die beiden nächsten Strahlen vereinigten sich wiederum mit ihm. So entstand eine Feder, bei der die meisten Strahlen in gleicher Höhe direkt in die Spule übergingen, während die vier obersten Strahlen von einem kurzen Schaft getragen sind. Eine solche Feder kann man jetzt noch bei *Dromaeus* finden (s. Fig. 51). Mit einem schwachen Längenwachsthum des Schaftes und der Vereinigung zweier weiterer Strahlen mit ihm kommen wir zu dem Stadium, welches ich bei der Ente konstatiren konnte. Es ist klar, dass solch ein Schaft, wie wir ihn hier finden, nicht durch

---

<sup>1</sup> Bei *Dromaeus* und *Struthio* ist es mindestens ziemlich wahrscheinlich, dass die Verdickung der Spitzen sekundär auftrat, als Schutz für die tieferen Theile der Feder, welche die Nebenstrahlen tragen. GADOW erwähnt die von NITSCH beschriebenen verdickten Spitzen bei *Dromaeus* nicht, und auch an dem mir von ihm freundlichst übersandten Hautstück waren diese Spitzen bei den Erstlingsdunen nicht verdickt.

Verwandlung eines der Strahlen in einen Hauptstrahl entstand; wenn wir aber in Betracht ziehen, dass die Spule bloß die basale Portion der Feder ist, wo alle Strahlen mit einander vereinigt sind, so ist es vollkommen zulässig, jenen Schaft als eine schwache Verlängerung des oberen Randes der Spule zu betrachten. Der durch die Entstehung eines Schaftes gewonnene Vortheil ist klar, indem dadurch die Strahlen, anstatt unregelmäßig in Büscheln zu liegen, regelmäßig über die Hautoberfläche ausgebreitet werden.

Mit jeder Zunahme der Strahlen wächst der Schaft in die Dicke, aber nimmt nicht proportional der Zahl der ihn zusammensetzenden Strahlen an Breite zu, und deshalb kommen die an den Schaft befestigten Strahlen schief gegen die Längsachse der Feder zu liegen. Auf diese Weise entsteht auch der schiefe, spiralförmige Verlauf der Leisten des sich entwickelnden Federkeimes. Wenn die Mehrzahl der ursprünglichen Strahlen an den Schaft befestigt ist, beginnen sich neue Strahlen an dem Punkte zu bilden, wo der Schaft in die Spule übergeht. Und wenn wir bedenken, dass, nachdem die Leisten des Federkeimes diesen schrägen Verlauf erhielten, eine Längenzunahme des Federkeimes eine Zunahme nicht der Länge, sondern der Zahl der Leisten bedeutet, so werden wir leicht verstehen, wie das geschieht. Die ursprünglich auf der unteren Seite der Feder gelegenen Strahlen gehen stets direkt in die Spule über als sog. Afterstrahlen, oder sie ordnen sich auf einen gewöhnlich schwachen Afterschaft an, welcher auf dieselbe Weise wie der Hauptschaft entsteht.

Durch den fortwährenden Zuwachs an neuen Strahlen nimmt der Schaft allmählich an Breite zu und kommt an seinem unteren Ende mit einem immer größeren Theil der Cirkumferenz der Spule in Zusammenhang. Zu derselben Zeit wächst er in die Dicke, bis er ganz oder fast ganz die Öffnung der Spule, den sogenannten oberen Umbilicus, verschließt. Im Bau einer definitiven Feder finden wir diese Anschauung vollkommen bestätigt, dass der Schaft nur eine Verlängerung der Spule ist. Die äußersten und die Mehrzahl der durchsichtigen hornigen Lagen, welche die Spule bilden, setzen sich nach aufwärts über die äußere Schaftfläche als *Spina calami* fort und gehen allenthalben auf die Basen der Strahlen über. Die innere Fläche der Spulenwände entspricht der unteren Fläche des Schaftes und hängt mit ihr zusammen; und die große Masse des Schaftes ist nichts Anderes als eine ungeheure Verdickung der inneren Lagen der Verlängerung der Spule. Wenn wir die in Fig. 27

dargestellten Schnitte durch den Schaft und die Spule von oben nach unten gehend verfolgen, sehen wir, dass mit jedem Zusatz von neuen Strahlen die Spina calami sich fortwährend weiter und weiter um die Federpapille herum ausbreitet; und zuletzt, wenn die untersten Afterstrahlen mit ihr vereinigt sind, treffen sich ihre Ränder auf der unteren Fläche der Federpapille und der Schaft wird hier zur Spule.

Der große Unterschied also zwischen der Pinseldune und der definitiven vom Afterschaft freien Feder ist folgender: Während bei der Pinseldune der obere Rand der Spule, an den die Strahlen befestigt sind, einen Kreis bildet, bildet er bei der definitiven Feder in Folge der enormen Verlängerung einer seiner Seiten eine lang ausgezogene, schräg stehende Ellipse, und durch die große Verdickung dieser Verlängerung wird der obere Umbilicus fast ganz verschlossen. Auf diese Weise entsteht bei der definitiven Feder ein Gebilde, der Schaft, der zwar in Wirklichkeit nur ein Theil der Spule ist, aber den Eindruck eines ganz neuen Gebildes macht.

Wir müssen die Art und Weise, auf die der Schaft zunächst durch die Bildung von zwei Längsleisten, deren zwischenliegender Raum später ausgefüllt wird, sich entwickelt, als eine sekundäre Erscheinung betrachten, welche der besseren Beschaffung von Nahrung für die sich vermehrenden Zellen dient. Dabei nehmen wir an, dass die Entstehung der Markkanälchen des Schaftes eine Folge dieser Entwicklungsart war, indem nämlich die zwei Längsleisten sich ventral vereinigten, ehe der centrale Raum zwischen ihnen ausgefüllt war; und so schlossen sie innerhalb des Schaftes einen Theil der Pulpahöhlung ein, welcher später, nach der Zurückziehung der Pulpa, sich als eine Fortsetzung der Spulenhöhlung erhielt. Das Markkanälchen stellt nicht eine Höhlung vor, die sich innerhalb des Gewebes des Schaftes entwickelt hat, sondern es ist eine Höhlung, welche durch das Einbauchen der unteren Wand des Schaftes gebildet wurde. Sie wird durch dieselben Lagen begrenzt, wie die Spulenhöhlung. So kommt es, dass die Verlängerung der Spule auch eine Verlängerung der Höhlung der Spule enthält. Da die Markkanälchen mit warmer Luft gefüllt sein müssen, so müssen sie besonders in den Fällen, wo sie sich durch den größten Theil der Länge des Schaftes erstrecken, erheblich zur Flugkraft des Vogels beitragen.

Jede Feder besteht also aus Strahlen, welche auf einem Kiel sitzen. Dieser Kiel kann eine einfache Spule sein, wie bei der Pinseldune, oder sein oberer Theil kann in einen Schaft differenzirt



sein oder noch weiter in einen Schaft und einen Afterschaft. Aber alle Theile, welche die Strahlen tragen, sind nur differenzierte oder besonders entwickelte Theile der ursprünglichen Spule.

Widmen wir dem Vorkommen des Afterschaftes einige Worte. NITTSCH zeigte (siehe auch GADOW's Verzeichniss), dass das Vorhandensein des Afterschaftes eine selbst unter den Gattungen derselben Familie sehr variable Erscheinung ist. Die einzige Regel, welche er über sein Vorkommen aufstellen konnte, war folgende: wo das Gefieder dicht und die Dunen (die definitiven) zahlreich waren, fehlte der Afterschaft, während da, wo das Gefieder dünn und die Dunen nicht vorhanden waren, der Afterschaft gewöhnlich gut entwickelt war (op. cit. pag. 204—205). GADOW theilt mir mit, dass er nach der Veröffentlichung seines Artikels in »BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs« Folgendes fand: während, wie wohl bekannt, der Afterschaft der späteren Federn des Dromaeus gleich groß mit dem Schaft ist, ist er bei den Erstlingsdunen viel kleiner. Und an dem Hautstück, welches ich von ihm erhielt, fand ich Federn, bei denen keine Spur eines Afterschaftes vorhanden war. Wir können also schließen, dass der Afterschaft bei manchen, wenn nicht bei allen Gruppen, in denen er jetzt gefunden ist, sich sekundär entwickelt hat.

Wo GADOW von der ersten Verwendung der Feder als Flugorgan spricht, sagt er: »Zuerst werden die Federn am oberen Hinterrande des Vorderarmes etwas verlängert und verstärkt worden sein, woraus sich ein Schutz der Körperseiten und die Möglichkeit einer Benutzung als Fallschirm ergeben würde.« Es scheint mir viel wahrscheinlicher, dass mindestens die späteren Stadien in der Entstehungsgeschichte der Feder erst bei einem Individuum auftraten, welches schon mittels einer Flugmembran fliegen konnte. In diesem Fall müssen wir uns ein Individuum vorstellen, dessen ganzer Leib und die fleischigen Theile der Extremitäten mit definitiven Federn bekleidet waren, wie wir sie ja jetzt kennen, bei dem aber das Flugorgan eine Flugmembran war; und müssen annehmen, dass einige der die vordere Extremität bekleidenden definitiven Federn sich rückwärts über die Flugmembran ausbreiteten und allmählich für dieselbe als Unterstützung dienten. Das würde für den Reptilienvogel außerordentlich vortheilhaft sein, weil es ihn in den Stand setzt, die Luft mit größerer Kraft zu schlagen, als es ihm möglich sein würde, wenn er nur eine leicht nachgiebige Membran besitzen würde. Allmählich breiteten sich die Federn rückwärts über die ganze Flugmembran

aus, und so kam es, dass sie nach und nach das ganze Körpergewicht während des Fluges zu tragen hatten, worauf dann erst die Flugmembran sich rückzubilden begann.

Der Theil dieser Abhandlung, welcher sich mit der Folgereihe und der Vertheilung der Federn beschäftigt, dürfte etwas mehr Licht auf einen Punkt werfen, welcher von GADOW in seinem neuen Artikel berührt wird. So findet er, dass, während bei den ausgewachsenen Ratiten keine Lücken oder Raine im Gefieder vorkommen, bei einem 15 Tage alten Embryo von *Struthio* »einige ziemlich große Stellen des Körpers ganz frei bleiben und erst später von Federn bedeckt werden«. Er fährt fort: »Sollte dieses Verhalten auf einen phylogenetisch früheren Zustand hinweisen, so wäre damit ein wichtiger Grund für die Ansicht gewonnen, dass das lückenlose Gefieder der Ratiten ein erst nachträglich erworbener Charakter ist.«

Diese Ansicht wird sehr durch die Thatsache unterstützt, dass bei dem Hühnchen und der Taube an dem Erstlingsgefieder die Fluren und Raine des späteren Gefieders vom ersten Anfang seiner Entwicklung an sehr deutlich ausgeprägt sind. Aber es scheint gestattet anzunehmen, dass bei *Struthio* Federpapillen, welche zum größeren oder kleineren Theil atrophirt waren, sekundär zur Thätigkeit erweckt worden sind. Obwohl also kein direkter Beweis dafür vorliegt, dass ein gleichmäßig über den ganzen Körper verbreitetes Gefieder der primitive Typus war, darf doch nicht ausgeschlossen werden, dass das der Fall sein konnte.

Als Schlussbemerkung über die Feder möchte ich also sagen, dass der Hauptunterschied zwischen der Entwicklungsweise der Feder und der des Haares beseitigt ist, indem gezeigt wurde, dass bei Atrophiren der Dune die Entwicklung der Feder mit der Bildung einer Einsenkung beginnt.

---

Untersuchen wir nun in wie fern uns die bis jetzt gewonnenen Erkenntnisse auf die Entstehung des Stachels und des Haares bestimmte Schlüsse zu ziehen gestatten. Nach meinen Beobachtungen über die Entwicklung des Stachels besteht kein Zweifel darüber, dass das erste Stadium in der Entwicklung des eigentlichen Stachels in der Bildung einer Cutispapille besteht, und dass alle Theile des Stachels mit seiner inneren Wurzelscheide ihren Ursprung von dem Cylinderzellentüberzuge dieser Cutispapille nehmen. In dieser Beziehung werden GOETTE's Beobachtungen über die Entwicklung des

Haares vollkommen durch meine Beobachtungen über den Stachel bestätigt. Es ist augenscheinlich, dass diese Cutispapille ursprünglich auf der Hautoberfläche im Niveau anderer Papillen gelegen sein muss, und dass ihre jetzige Bildung an der Basis einer epidermalen Einwachsung sekundär ist.

Kurz zusammengefasst ergibt die Entwicklung des Stachels Folgendes. Eine leichte Erhebung der Cutis oder eine Cutispapille wird auf der Hautoberfläche gebildet. (Mit Cutis bezeichne ich Epidermis und Derma.) Die Cylinderzellen lassen rasch Intermediärzellen hervorgehen und bilden diese Papille in eine lokale Verdickung der äußersten Epidermislagen um. Indem die Cylinderzellenlage noch weiter Intermediärzellen bildet, buchtet sie sich einwärts und daraus entsteht dann eine Einsenkung der Epidermis nach unten in das Derma. Die Basis dieser Einsenkung wächst nach oben und hier entsteht dann wieder eine Cutispapille. Auf dieser Cutispapille wird der erste Stachel gebildet. Die axialen Zellen der epidermalen Einsenkung unterliegen einer fettigen Degeneration, woraus eine axiale Höhlung entsteht, längs deren der sich entwickelnde Stachel sich allmählich nach außen erstreckt. Bei der Ablösung der äußersten Epidermislagen reicht die Spitze des Stachels über die Hautoberfläche oder kann sie, wie wir sahen, durchbohren.

Vergleichen wir mit dieser Entwicklung des Stachels jetzt die Entwicklung jener Art definitiver Federn, welchen eine mehr oder weniger vollständig atrophirte Dune vorangeht. Auch hier besteht eine kleine Cutispapille auf der Hautoberfläche, und auch hier zieht sich die Cylinderzellenlage bald zurück, wobei sie zu gleicher Zeit Intermediärzellen hervorgehen lässt. Dadurch verwandelt sich die Papille in eine bloße Verdickung der äußersten Epidermislagen. Auch hier findet jetzt ein Einwachsen der Epidermis in das Derma statt. Von dieser Cutispapille, welche so von der Basis einer epidermalen Einsenkung getragen wird, entspringt die zuerst gebildete definitive Feder. Auch hier kann man im Centrum der Einsenkung Spuren von degenerirenden Zellen beobachten (s. Fig. 29), und wenn die äußersten Epidermislagen mit der Verdickung, welche das letzte Rudiment einer Dunenfeder vorstellt, abfallen, finden wir längs der Achse der Einsenkung eine Höhlung, in welcher sich die sich entwickelnde Federpapille nach aufwärts erstreckt, bis sie über die Hautoberfläche hervorragt (s. Fig. 30).

Die auffällige Ähnlichkeit zwischen diesen beiden Entwicklungsgängen zwingt uns zu dem Schluss, dass wir es hier mit zwei ana-

logen Processen zu thun haben und dass die leichte Cutispapille auf der Hautoberfläche, welche das erste Stadium in der Entwicklung des Stachels und anderer starker Haare bildet, das letzte Rudiment eines primitiven embryonalen Haares ist, welches sich wie die embryonale Dune auf einer auf der Hautoberfläche gebildeten Cutispapille entwickelte<sup>1</sup>. Der zuerst gebildete Stachel entspricht dann der zuerst gebildeten definitiven Feder, und wir können für wahrscheinlich halten, dass die degenerirenden Zellen im einen Falle den letzten atrophirenden Rudimenten des Kolbens oder der Zwiebel mit ihrer Scheide entsprechen, hingegen im anderen Falle den letzten atrophirenden Rudimenten der Dunenspule gleich kommen. Wenn wir ferner erwägen, dass mit der Vollendung eines jeden Haares die Cutispapille verschwindet, so dass zur Zeit des Haarwechsels eine neue solide Einsenkung nach unten an der Basis der alten gebildet wird, dass endlich an der Basis dieser neuen Einsenkung die neue Cutispapille entsteht, welche das neue Haar hervorgehen lässt, so sehen wir, dass die Unterschiede zwischen den beiden Processen eben diejenigen sind, welche wir zu finden erwarten müssen, wenn die gegebene Erklärung derselben der Wirklichkeit entspricht<sup>2</sup>.

Eine der Erwägungen, welche mich zu dieser Arbeit leiteten, war die Möglichkeit, dass die starke Entwicklung der Cutispapille bei der Stachelanlage auf einen primitiven Haartypus hindeuten könnte. Aber die Vergleichung einer größeren Anzahl verschiedener Haare zeigte, dass einfache marklose Haare, wie sie unter Anderen bei den Monotremen gefunden werden, als die primitivsten angesehen werden müssen. Bei *Echidna* sind die feineren Haare abge-

<sup>1</sup> Die Beobachtung FEIERTAG's, dass nur bei den ersten Haarkeimen sehr junger Embryonen Höckerchen gebildet werden, spricht für die Annahme, dass dies rudimentäre Gebilde sind. Selbst bei der Taube können die Dunen, welche den spät gebildeten definitiven Federn vorangehen, fast gänzlich atrophirt sein.

<sup>2</sup> Wenn die Beschreibung UNNA's richtig ist, und die Cutispapille nie verschwindet, sondern vom Anfang an an der Basis der neuen Einsenkung, in welcher das neue Haar gebildet wird, vorhanden ist, so macht dies wenig Unterschied. Wir haben gesehen, dass die Ansammlung von Dermazellen, welche später die Papille des erstgebildeten Stachels bildet, von Anfang an an der Basis der Einsenkung, in welcher der erste Stachel entsteht, vorhanden ist, und dass das Verschwinden der Cutispapille zu der Zeit, wo diese Einsenkung gebildet wird, nur daher kommt, dass die Cylinderzellenschicht sich vorübergehend nach unten ausstülpt. Man kann sich leicht denken, dass der Grad, in welchem diese Ausstülpung der Cylinderzellenschicht und das Verschwinden der Cutispapille vor sich geht, sehr verschieden sein kann. Jedenfalls stellen sich die Elemente der Cutispapille als dauernd dar, wenn auch die Papille selbst ihre charakteristische Form vorübergehend verlieren kann.

flachte, fast plattenartige Gebilde, die in der Mitte am breitesten sind und an beiden Enden spitz zulaufen. Sie sind von Marksubstanz vollständig frei, und an ihrer Basis befindet sich ein verdickter Theil, der Kolben, durch welchen das Haar in seinem Follikel festgehalten wird. Zwischenformen zwischen diesen Haaren und den ungeheuer großen Stacheln von *Echidna* zeigen eine Reihe größerer, mehr oder weniger abgerundeter Haare, in deren centralen, dicksten Theilen allmählich eine von lockerem, fibrösen, hornigem Gewebe spärlich erfüllte Höhle auftritt. Ein gleichfalls noch primitiver Haartypus wird z. B. bei dem Rinde gefunden (s. Fig. 53). Hier werden beide Enden des Haares nur von Rindenschicht gebildet, während der dickere centrale Theil eine Achse von Marksubstanz besitzt. An der Basis haben wir, wie oben, eine Verdickung, den Kolben, durch welchen das Haar im Follikel festgehalten wird. Solche Haare, die nur eine beschränkte Größe erreichen und dann durch ihren Kolben eine bestimmte Zeit lang in ihren Follikeln festgehalten werden, müssen wir für primitiver halten als diejenigen, welche längere Zeit fortwährend wachsen und bei denen der Kolben nur als Vorläufer des Ausfalles gebildet zu werden scheint.

UNNA erklärt die Bildung der basalen marklosen Portion und des Kolbens folgendermaßen: »Ein von einer Papille stammender, markhaltiger Haarschaft steigt im Haarbalge auf, wird aber alsbald in unmittelbarer Kontinuität von einem verhornten Nachschube aus einer anderen Matrix her fortgesetzt, nämlich von den Stachelzellen der äußeren Scheide aus. Ich werde in der That die Beweise dafür bringen, dass das Papillenhaar nach Loslösung von der Papille im Balge aufsteigt, aber nur bis zu einer mittleren Region desselben, welche sich durch Produktivität der Zellen ihrer äußeren Scheide auszeichnet, und dann dort sein Wachsthum fortsetzt. Sowie das Haar diese Stelle passiert hat, erhält es einen marklosen Nachschub, indem die Stachelzellen nach Art der Zellen der Nagelmatrix verhornen und in Form eines Haarschaftes in die innere Scheide nachschießen.«

Dass die Bildung eines solchen marklosen Nachschubs nicht nothwendig ist, um die Produktion eines markfreien Theiles des Schaftes zu erklären, ist vollkommen klar. Die Spitzen der meisten, wenn nicht aller Haare, sind markfrei, und KÖLLIKER zeigte schon im Jahre 1850, dass eine homogene Masse von Zellen rings um die Haarpapille eines wachsenden Haares entsteht, deren einige als Rindenzellen verhornen, während andere weitere Veränderungen eingehen und die Markzellen bilden. Die marklosen Spitzen, die markhaltigen mittleren Theile und die marklosen basalen Portionen können in gleicher Weise auf der Cutispapille entstehen. Beim Stachel werden jedenfalls alle Theile auf der Cutispapille ge-

bildet und wir können annehmen, dass der Kolben zur Zeit des Ausfalles sich von den Zellen der äußeren Wurzelscheide trennt, mit der er bis jetzt in Verbindung war; dass ferner der Balg sich lockert und eine neue epidermale, nach unten gerichtete Einsenkung innerhalb des gelockerten Balges entsteht; und dass schließlich eine neue Cutispapille entsteht, die einen neuen Stachel hervorgehen lässt.

Am natürlichsten scheint es, den Stachel von einer Haarform abzuleiten, die sich jener des Rindes ähnlich verhält, und anzunehmen, dass es allmählich dicker und stärker wurde und sein Mark immer mehr und mehr entwickelte. Dagegen ist es schwer, die Entwicklungsvorgänge im Inneren des Stachels anders als streng nach Analogie derjenigen aufzufassen, welche beim Federschaft sich darstellen. In beiden Fällen verzögert sich die Bildung gewisser Theile, damit andere und meistens wichtigere Theile in günstigere Ernährungsbedingungen treten. Aber es besteht zwischen diesen Theilen keine Homologie, da sie sich nicht von einander ableiten. Es sind vielmehr für die Feder wie für das Haar resp. den Stachel selbständig erworbene Befunde. Der Stachel selbst bietet also in seinem complicirteren Bau keine primitivere Einrichtung. Seine Vorläufer waren Haare, wie er denn nicht nur alle Übergänge zu solchen zeigt, sondern auch in seiner ersten Anlage mit einem marklosen Haare beginnt.

Daraus, sowie aus dem oben über marklose Haare Gesagten, können wir folgern, dass alle Haare, Borsten und Stacheln aus einem marklosen Haar entstanden, welches auf einer an der Hautoberfläche gelegenen Cutispapille sich entwickelte, und dass die Basis dieses Haares unter die Hautfläche einsank aus demselben Grunde und in derselben Weise, wie wir es bei der Feder beschrieben.

Da wir ferner annehmen dürfen, dass in allen Fällen an der Basis des Haarbalges die Elemente der Cutispapille dauernd zurückbleiben, welche alle in demselben Balg successiv producirt Haare hervorgehen lässt, so können wir das Haar in dieselbe Kategorie mit der Schuppe und der Feder stellen, mit denen es den Besitz einer dauernden Cutispapille und eines vorübergehenden hornigen Überbaues theilt.

Auch dass die äußersten Lagen der sich entwickelnden Haar-papille sich eben so von dem fertigen Haare trennen, wie die äußersten Lagen der Federpapille von der fertigen Feder, bietet eine weitere Bestärkung der Annahme, dass beides, Haar und Feder, aus einander ähnlichen schuppenartigen Gebilden sich entwickelt

haben und dass den in ihren Endpunkten so verschiedenartigen Gebilden ein gemeinsamer Ausgangspunkt war.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXIII—XXVI.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

<i>Bg</i> Blutgefäß,	<i>Int</i> intermediäre Zellen,
<i>Cys</i> Cylinderzellenschicht,	<i>Ll</i> Längsleisten,
<i>D</i> Derma,	<i>P</i> Pulpa der Papille,
<i>D.F</i> Spitze der definitiven Feder,	<i>S</i> Hornkappe der Seele,
<i>DS</i> Dunenstrahl,	<i>Sp</i> Spule,
<i>Ep</i> Epidermis,	<i>Ss</i> Schleimschicht,
<i>Eps</i> Epitrichialschicht,	<i>Ss.Fl</i> Schleimschicht des Follikels,
<i>F.B</i> Federbalg,	<i>Ss.Fr</i> Schleimschicht des Federkeimes,
<i>F.S</i> Federscheide,	<i>St</i> Strahl,
<i>H.B</i> Haarbalg,	<i>U</i> Umbilicus,
<i>HS.Fl</i> Hornschicht des Follikels,	<i>W.K</i> wachsende Krempe.

### Tafel XXIII.

- Fig. 1. Durchschnitt durch die Haut eines Taubenembryo vom fünften Tage der Entwicklung. Das erste Stadium der Entwicklung der Embryonal-dunen.
- Fig. 2. Längsschnitt durch eine Dunenpapille zur Zeit, wo die Rückwärtsneigung ihren Höhepunkt erreicht hat.
- Fig. 3. Längsschnitt eines jungen Dunenfederkeimes.
- Fig. 4. Ein etwas schräg verlaufender Querschnitt eines jungen Dunenfederkeimes. Entspricht einem Schnitt in der Linie *A—B* der letzten Figur. *A.Int.* äußere Intermediärzellen. *I.Int* innere Intermediärzellen.
- Fig. 5. Ein etwas schräg verlaufender Querschnitt eines jungen Dunenfederkeimes eines Hühnchens. Nahe der Basis des Federkeimes, am Entstehungspunkt der Längsleisten. *A.Int* äußere Intermediärzellen. *Int* innere Intermediärzellen.
- Fig. 6. Längsschnitt durch die einwachsende Basis eines Dunenfederkeimes. *C* centrale Schicht bald verhornender Zellen. *Int* Intermediärzellen einer Längsleiste.
- Fig. 7. Querschnitt durch den oberen Theil eines Dunenfederkeimes, ungefähr in demselben Entwicklungsstadium, wie es Fig. 6 darstellt.
- Fig. 8. Längsschnitt durch den oberen Theil eines Dunenfederkeimes in einem wenig späteren Stadium als es Fig. 6 zeigt.

- Fig. 9. Längsschnitt durch einen fast fertigen Dunenstrahl.
- Fig. 10. Querschnitt durch die Spule eines Dunenfederkeimes zwei oder drei Tage vor dem Ausschlüpfen. Die Trennungslinie zwischen Spule und Follikel ist schon angedeutet.
- Fig. 11. Querschnitt durch den oberen Theil eines Dunenfederkeimes kurz vor dem Ausschlüpfen.
- Fig. 12. Längsschnitt durch die Spule einer Erstlingsdune (vom Rücken genommen) bald nach dem Ausschlüpfen. *D.F* Spitze der sich entwickelnden definitiven Feder.
- Fig. 13. Längsschnitt durch eine in Entwicklung begriffene Schwungfeder bald nach dem Ausschlüpfen. *F.S* Spitze eines Strahles der Schwungfeder. *H.q.w* Hornquerwand an der Basis der Spule der Dunenfeder. Auf der rechten Seite der Figur geht der Schnitt zwischen zwei Strahlen durch.
- Fig. 14. Theil eines ähnlichen Schnittes wie in Fig. 13, nur stärker vergrößert. *D.S* Basis eines Dunenstrahles. *F.S* Spitze eines Strahles der Schwungfeder. *N* Zellen, welche sich schräg anordnen, um die Nebenstrahlen zu bilden. *H.q.w* Hornquerwand.
- Fig. 15. Theil eines Querschnittes durch einen Schwungfederkeim. Einige laterale Leisten, welche Strahlen bilden, sind schon zusammengeschmolzen, um die beiden größeren centralen Leisten zu bilden, welche die Spitze des Schaftes zusammensetzen. *N* Zellen, welche Nebenstrahlen bilden. Die anscheinend kernlose Lage, welche der Pulpa zunächst liegt, und welche die Furchen zwischen den Längsleisten größtentheils einnimmt, kann vielleicht die sogenannte »homogene Grenzschicht« sein. Allein in diesem Stadium habe ich die Pulpa nicht in die Furchen sich erstrecken sehen. Hier und da aber erstreckt sich die Pulpa nach außen zwischen zwei Leisten und dann ist die Fortsetzung dieser oben erwähnten Lage nach außen an den Seiten der Leisten kaum zu bemerken.
- Fig. 16. Querschnitt durch die Basis einer sich entwickelnden Schwungfeder eines Kanarienvogels. Nicht weit von dem »Umbilicus«.

#### Tafel XXIV.

- Fig. 17. Querschnitt durch denselben Federkeim, ein wenig weiter oben geführt. *D* dorsale Seite. *V* ventrale Seite. *S* Längsleisten, welche die Strahlen bilden.
- Fig. 18. Querschnitt durch denselben Federkeim, noch weiter aufwärts. *D* dorsale Seite. *V* ventrale Seite. *Sch* Schaft. *S* in Entwicklung begriffene Strahlen.
- Fig. 19. Theil des letzten Querschnittes, stärker vergrößert. *Sch* Schaft. *S* centrale Masse der Intermediärzellen der Längsleisten, welche den Strahl bildet. Die Verdickung des äußersten Endes dieser centralen Masse ist eine vorübergehende Erscheinung. *F* Längsfurche. *N* laterale Zellen der Längsleisten, welche die Nebenstrahlen bilden.
- Fig. 20. Theil eines Querschnittes durch denselben Federkeim, noch weiter oben geführt, zwei Strahlen und die Hälfte des noch nicht vollkommen entwickelten Schaftes darstellend. Ein dritter Strahl steht eben im Begriff, sich an den Schaft anzuschließen. *Sp* Spina calami. *R.Sch* Rindensubstanz des Schaftes. *M.Sch* Marksubstanz des Schaftes.



*Z* Zellen, welche die Hornscheidewände (Cloisons transversales CUVIER) zwischen je zwei benachbarten Strahlen bilden. *R.S* Rindensubstanz des Strahles. *M.S* Marksubstanz des Strahles. *N* Nebenstrahlen.

- Fig. 21. Ein Querschnitt durch einen Strahl, nicht sehr weit von seiner Spitze. Von der ventro-lateralen Seite desselben Querschnittes genommen, welcher in der vorigen Figur theilweise dargestellt wurde. *S* Strahl. *N* Nebenstrahlen. *Z* Zellen zwischen der Federscheide und dem Strahl, welche in Zusammenhang mit den Cylinderzellen zu stehen scheinen und welche möglicherweise die »Membrane striée externe« von CUVIER bilden.
- Fig. 22. Längsschnitt durch einen Strahl einer in Entwicklung begriffenen definitiven Feder eines Steatornisnestlings. *N* Nebenstrahlen.
- Fig. 23. Querschnitt durch einen Strahl einer in Entwicklung begriffenen definitiven Feder eines Steatornisnestlings. *H.K* hornige Lagen, welche die Wände der Hornkappen der Seele bilden werden. *H.S.W* unvollkommene Hornscheidewand zwischen benachbarten Strahlen. *S* Strahl. *N* Nebenstrahlen.
- Fig. 24. Schematische Darstellung der Art und Weise, in welcher die Nebenstrahlen sich ausbreiten, sobald der Strahl frei wird. Diese Figur sollte mit Fig. 20 verglichen werden, und es muss dabei daran erinnert werden, dass die Seite des sich entwickelnden Strahles, welche der Pulpa zunächst liegt, die untere Seite des fertigen Strahles bildet. *S* Strahl. *N* Nebenstrahlen.
- Fig. 25. Ein Theil eines Strahles einer Kanarienvogelfeder, von unten gesehen. *S* Strahl. *N.V* Nebenstrahlen der vorderen Reihe. *N.H* Nebenstrahlen der hinteren Reihe. *H* Häkchen.
- Fig. 26. Schematisches Bild eines definitiven Federkeimes, welcher längs der ventralen Fläche aufgeschnitten ist, dessen Wände zurtückgelegt sind und dessen Pulpa entfernt ist, um seine innere Fläche zu zeigen. *U* Ränder des Umbilicus. *V* die Schnittflächen, welche der Mittelventrallinie des Federkeimes entsprechen. *Sch* Seite des Schaftes. *S* Längsleisten, welche die Strahlen bilden. Die Linie *A* deutet die Höhe des in Fig. 16 dargestellten Schnittes an, die Linie *B* die des in Fig. 17, die Linie *C* die des in Fig. 18 und die Linie *D* die des in Fig. 20 dargestellten Schnittes.
- Fig. 27. *A, B, C, D* schematische Darstellung der Entwicklung der unteren dickeren Theile des Schaftes in verschiedenen Höhen, und der Beziehungen des Schaftes zur Spule. *Sp.C* Spina Calami. 1.2.3 drei successive Stadien in der Entwicklung des Schaftes, bevor die beiden Seiten sich in der Mittellinie treffen. *P.I* Pulpahöhlung. *P.II* Theil der Pulpahöhlung, welche innerhalb des Schaftes eingeschlossen wird. *S* Strahlen. *C* Calamus. *Ms* Markschenkel der Spule. *R* Hohlrinne.
- Fig. 28. Längsschnitt durch die Basis der Spule einer ausfallenden Feder und durch den neuen Federkeim, welcher sich eben unter ihr entwickelt. *C* Spule. *H.q.w* unterste Hornquerwand der Seele.

#### Tafel XXV und XXVI.

- Fig. 29. Längsschnitt durch eine atrophirende Dunenpapille kurze Zeit vor dem

Ausschlüpfen, und durch die Einsenkung an ihrer Basis, in welcher die erste definitive Feder sich bildet. *R.P* rudimentäre Dunenpapille. *Hs* Hornschicht der Haut.

- Fig. 30. Längsschnitt durch eine ähnliche Einsenkung 8—10 Tage nach dem Ausschlüpfen. Die rudimentäre Papille ist abgeworfen worden. *A.H* äußerste hornige Lagen der Haut. *C* centrale Höhlung, durch welche nachher die sich entwickelnde definitive Feder aufwärts wächst.
- Fig. 31. Skizze der Vorderfläche eines Taubenfußes. Die kleinen Federn am Lauf sind kurz abgeschnitten, um die verdickten Erhebungen der Haut um ihre Ansatzstellen zu zeigen. An vielen der Halbringe der Zehen sind Federrudimente als kleine Hervorragungen zu sehen.
- Fig. 32. Längsschnitt durch eine der verdickten Hauterhebungen auf der oberen Fläche der Zehe eines Taubennestlings und durch eine kleine, auf dieser Erhebung gelegene, in Entwicklung begriffene definitive Feder. *E* verdickte Epidermis. *K* Hornkappe.
- Fig. 33. Längsschnitt durch die Haut an der Seite des Laufes eines frisch ausgebrüteten Taubennestlings von der nichtfederfüßigen Art. Das Bild zeigt vier Verdickungen, welche von einander durch Rinnen getrennt sind. *R.F* rudimentärer Federkeim.
- Fig. 34. Längsschnitt durch die Haut einer frisch ausgebrüteten Ente am Übergangspunkt von Federn zum Lauf. Vier kleine Dunenfedern sind getroffen.
- Fig. 35. Schnitt durch eine der flachen Hautpapillen, welche als erstes Stadium der Stachelentwicklung sich finden. *Hs* Intermediärzellen der erstgebildeten Hornschicht. *P* Ansammlung von Dermazellen.
- Fig. 36. Schnitt durch ein Stück Igelhaut, das zweite Stadium der Stachelentwicklung zeigend. *Hs* erstgebildete Intermediärzellen der Hornschicht. *S.I* sekundär gebildete Intermediärzellen der Einsenkung. *P* Ansammlung von Dermazellen.
- Fig. 37. Schnitt durch ein Stück Igelhaut, das dritte Stadium der Stachelentwicklung zeigend. Die Epitrichialschicht ist in diesem Schnitt, wie auch im folgenden, nicht deutlich zu erkennen. *H.S* Hornschicht. *S.I* Intermediärzellen der Einsenkung. *P* Ansammlung von Dermazellen.
- Fig. 38. Schnitt durch ein Stück Igelhaut, das vierte Stadium der Stachelentwicklung zeigend. *Hs* Hornschicht. *S.I* Intermediärzellen der Einsenkung. *Cys.H* Cylinderzellenschicht des Haarkeimes. *Sch* oberste Zellenlagen des Haarkeimes.
- Fig. 39. Schnitt durch ein Stück Igelhaut, das fünfte Stadium der Stachelentwicklung zeigend. *Hs* Hornschicht. *D.Z* degenerierende Intermediärzellen. *R* im Centrum gebildeter Raum. *Ta* das erste Zeichen der Talgdrüsen. *W.K* wachsende Kreppe. *Cys.H* Cylinderzellenschicht des Haarkeimes. *I.H* Intermediärzellen des Haarkeimes. *Ob* Oberhäutchen des Stachels. *Sch* oberste Haarkeimlagen von etwas abgeplatteten Zellen.
- Fig. 40. Längsschnitt durch einen in Entwicklung begriffenen Stachel und seinen Follikel in dem sechsten Entwicklungsstadium. *Hs* erstgebildete Hornschicht. *Sa.F* Schleimschicht des Follikels. *Ta* Talgdrüsen. *Sch* Scheide. *S* Stachel. *Sp* Spitze des Stachels.

- Fig. 41. Längsschnitt durch die Gegend der wachsenden Krempe eines in Entwicklung begriffenen Stachels im sechsten Entwicklungsstadium. *I.H* Intermediärzellen desselben. *Ob* Oberhäutchen. *Sc* Scheide. *Cys.F* Cylinderzellenschicht des Follikels.
- Fig. 42. Etwas schräg verlaufender Querschnitt durch einen in Entwicklung begriffenen Stachel, ungefähr in demselben Stadium, wie es Fig. 40 darstellt. Der Schnitt soll gerade oberhalb der Gegend der wachsenden Krempe liegen und zeigt, wie die Längsleisten entstehen. Die Seite *T* liegt tiefer als die ihr gegenüber liegende. *Sc* Scheide. *Ob* Oberhäutchen des Stachels.
- Fig. 43. Querschnitt durch denselben in Entwicklung begriffenen Stachel, in größerer Höhe geführt. *Cys.F* Cylinderzellenschicht des Follikels. *Hen.S* HENLE'sche Schicht. *Hux.S* HUXLEY'sche Schicht. *Z* Lage kleiner abgeplatteter Zellen, unmittelbar außerhalb des Oberhäutchens. *I* verhornende Intermediärzellen.
- Fig. 44. Theil eines Längsschnittes in einem nur wenig späteren Stadium, als es Fig. 40 darstellt. *Hux.S* HUXLEY'sche Schicht. *Hen.S* HENLE'sche Schicht. *I.a.W* Intermediärzellen der äußeren Wurzelscheide. *Cys* Cylinderzellenschicht der äußeren Wurzelscheide. *Ta* Talgdrüsen.
- Fig. 45. Theil eines Längsschnittes, ungefähr in demselben Stadium, wie es die vorige Figur zeigt, aber in geringerer Höhe geführt. Der Stachel ist weggebrochen und die Fasern der inneren Wurzelscheide sind etwas aus einander gerissen. *A.W* äußere Wurzelscheide. *I.W* innere Wurzelscheide.
- Fig. 46. Theil eines Querschnittes durch Balg und innere und äußere Wurzelscheide in einem späten Entwicklungsstadium. Die HUXLEY'sche Schicht ist theilweise von der HENLE'schen getrennt. *A.W* äußere Wurzelscheide. *Hen.S* HENLE'sche Schicht. *Hux.S* HUXLEY'sche Schicht.
- Fig. 47. Längsschnitt durch die eben in Verhornung begriffene Rindensubstanz eines Stachels, um die über einander greifenden Oberhäutchenzellen zu zeigen. *Ob* Oberhäutchen.
- Fig. 48. Untere Hälfte eines Längsschnittes durch einen in Entwicklung begriffenen Stachel im siebenten Entwicklungsstadium. Die Basis ist aus der geraden Linie gebogen und deshalb etwas schräg durchschnitten. Dieser basale Theil darf nicht für die Zwiebel gehalten werden. *A.W* äußere Wurzelscheide. *I.W* innere Wurzelscheide. *Rs* Rindenschicht des Stachels. *Rs.L* Rindenschichtlamelle. *P* dünnes Pulpagewebe, welches sich zwischen zwei benachbarten Längsleisten ausbreitet. *X* Punkt, wo die einwärts wachsenden Längsleisten sich in der Mittellinie treffen. *I* Intermediärzellen, welche im Begriff sind, sich in Markzellen umzuwandeln. *M* Markzellen.
- Fig. 49. Querschnitt durch einen in Entwicklung begriffenen Stachel. Entspricht einem Schnitt in der Höhe der Linie *A—B* der vorigen Figur. *A.W* äußere Wurzelscheide. *Hen.S* HENLE'sche Schicht. *Hux.S* HUXLEY'sche Schicht. *Rs* Rindenschicht des Stachels. *Rs.L* Rindenschichtlamelle. *Ll* Längsleiste, aus Cylinderzellen und Intermediärzellen bestehend. *C.P* centraler Abschnitt der Pulpahöhlung. *L.P* einer der lateralen Abschnitte der Pulpahöhlung.

- Fig. 50. Querschnitt durch einen in Entwicklung begriffenen Stachel. Entspricht einem Schnitt in der Höhe des Punktes *X* der Fig. 48. *Rs* Rindenschicht des Stachels. *Rs.L* Rindenschichtlamelle. *L.P* oberster Theil eines lateralen Abschnittes der Pulpahöhlung. *I* centrale Masse der Intermediärzellen. *I.M* Intermediärzellen, welche im Begriff sind, sich in Markzellen umzuwandeln. Die beiden letzten Querschnitte wurden durch pigmentirte Stacheln geführt.
- Fig. 51. Kleine Erstlingsdune vom Schenkel (*Dromaeus*). Ein paar mal vergrößert. *Sch* Schaft. *Sp* Spule.
- Fig. 52. Querschnitt eines der größeren Haare beim Igel. *Rs* Rindenschicht. *Ms* Marksubstanz.
- Fig. 53. Haar eines Ochsen, 5—6mal vergrößert. *Kb* Kolben. *Ms* Achse von Marksubstanz.



# Kleinere Mittheilungen über Anthozoen.

Von

G. v. Koch.

---

Mit 1 Figur im Text.

---

Die Arbeiten über Korallen, besonders so weit sie Anatomie und Entwicklungsgeschichte betreffen, sind wegen der Schwierigkeiten, mit welchen die Erlangung von genügendem Material verbunden ist, häufig vom Zufall abhängig. Eine einfache Untersuchung irgend einer bisher nicht lebend oder nur dem Skelet nach bekannten Art hat oft die weittragendsten Resultate geliefert, während zur Beantwortung einer scheinbar klar liegenden Frage jahrelange Arbeiten nicht ausreichten.

Ich war nach Möglichkeit bestrebt, in meinen bisherigen Veröffentlichungen nur solche Thatfachen und Schlüsse mitzutheilen, welche sich in gewisser Weise zu einem Ganzen abrunden ließen und so einen, wenn auch noch so kleinen Schritt vorwärts in der Erkenntnis bedeuten. Neben den vielen Einzelbeobachtungen, die zu genannten Arbeiten die Grundlage bilden, hat sich nun, wie aus oben stehenden Zeilen sich schließen lässt, bei mir eine Menge von Notizen und Zeichnungen angesammelt, die mit jedem Jahre zunimmt und deren weitere Verarbeitung immer mehr in die Ferne rückt.

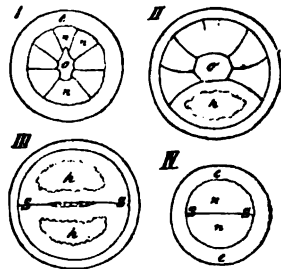
Nach langem Überlegen habe ich mich entschlossen, eine Reihe dieser Einzelheiten in Form kurzer Notizen unter oben stehendem Titel zu publiciren, und hoffe ich, dass wenigstens einige davon anderen Korallenforschern als Rohmaterial willkommen sein werden.

## 1. Zwei Entwicklungsstadien von *Pteroides spinulosus*.

Von der Entwicklungsgeschichte der Pennatuliden ist außer der gründlichen und ausführlichen Arbeit WILSON's über *Renilla*, die aber eine ziemlich abweichende Form darstellt, nur sehr Weniges bekannt. Mir lagen von *Pteroides* zwei Stadien in konservirtem Zustand vor, die ich durch Herrn SALVATORE LO BIANCO in Neapel erhalten habe und welche gleichzeitig, am 19. Oktober 1886, die Mutterkolonie verlassen hatten.

Das jüngere Stadium, von kugelig oder nur wenig elliptischer Gestalt, zeigte auf Querschnitten eine ganz ähnliche Struktur wie die Gorgonienlarven (resp. Eier), welche ich in Taf. X Fig. 12 und 13 meiner Monographie abgebildet und auch beschrieben habe und scheint mir wenig Interesse zu haben.

Das ältere Stadium besaß eine mehr eiförmige Gestalt und hatte, wie aus einigen Querschnittserien hervorging, schon acht Parietes, ein deutliches Schlundrohr und eine ganz ähnliche Längsscheidewand, wie die von WILSON bei den Larven von *Renilla* beschriebene. Die von mir in Querschnittserien zerlegten Exemplare stimmten so weit mit einander überein, dass ich sie ganz gegen meine anfängliche Erwartung oder besser Hoffnung unter einander für gleichalterig halten muss und die Beschreibung der einen auf alle anderen passt. — Die Schnitte, zunächst dem oralen Ende (vgl. Fig. I)<sup>1</sup>, zeigen das Ektoderm (*e*) etwas diagonal geschnitten und daher viel breiter als eigentlich seine Dicke beträgt. Nach innen ist es ziemlich unregelmäßig begrenzt. Der Innenraum ist ganz von Entodermzellen ausgefüllt. Diese haben eine polyedrische Gestalt, deutlichen Kern und sind von einander durch sehr feine, aber doch scharfe Linien geschieden. Parietes sind, wie bei allen Pennatuliden, acht vorhanden. Sie erscheinen als dünne, aber scharfe Linien, die manchmal winklige Abweichungen von der geraden Richtung bemerken lassen und die direkt



Querschnitte durch eine Larve von *Pteroides*. *e* Ektoderm, *n* Entoderm, *s* Schlund, *A* Höhlung, *S* Längsscheidewand. Die Zellgrenzen sowie deren Kerne sind weggelassen.

<sup>1</sup> Die Abbildungen sind möglichst vereinfacht, nur die Kontouren der einzelnen Schichten sind angedeutet, die Parietes sind im Verhältnis zur Größe der Bilder noch etwas zu dick angegeben.

in die Mesoderm lamelle an der Peripherie und nach innen hin (Ösophagus) übergehen. Sie machen den Eindruck, als seien sie dadurch entstanden, dass in acht Doppelreihen von Entodermzellen sich die trennenden Zellwände nahezu in einer Ebene angeordnet hätten. Dieser Eindruck wird noch verstärkt, wenn man sieht, wie sich ein Theil der übrigen Zellwände senkrecht zu den Parietes stellt. Der Schlund ist auf diesen Schnitten nicht rund, sondern etwas in die Länge gestreckt und sind die Parietes, wie Fig. I zeigt, symmetrisch zu seiner Längsachse vertheilt. Weder eine Mundöffnung noch ein Lumen des Schlundes ist vorhanden, nur einmal sah ich eine zarte Linie, welche vielleicht die Stelle andeutete, wo später die den Schlund auskleidenden Zellen aus einander weichen, in allen übrigen Fällen fand ich im Centrum unregelmäßige, eine Art von Parenchym darstellende, polyedrische Zellen, deren Kontouren erst nach außen hin etwas regelmäßiger werden, so dass die dem Mesoderm direkt aufliegende Schicht als ein deutliches Cylinder epithel erscheint. Letzteres hebt sich auch durch etwas intensivere Färbung von den übrigen Zellen ab.

Schnitte etwas weiter nach hinten (vgl. Fig. II) unterscheiden sich von den vorhergehenden vor Allem durch ihren größeren Durchmesser und das schmalere Ektoderm, dessen Zellen jetzt mit ihrer Längsachse in die Schnittebene fallen und deshalb auch deutlich ihrer Form nach zu erkennen sind. Sie bilden ein Prismenepithel zwischen dem sich meistens basal, nicht selten aber auch etwas nach der Peripherie hin gerückt, rundliche Elemente finden. Der Ösophagus ist jetzt ziemlich regelmäßig achteckig gestaltet, wird aber etwas weiter nach dem aboralen Ende zu meist sechseckig. Die acht Parietes sind ursprünglich regelmäßig radial gestellt; um ihre Veränderungen leichter beschreiben zu können, wollen wir die vier auf jeder Seite von unten nach oben (Abb. II) mit 1, 2, 3 und 4 bezeichnen. 1 und 1 rücken mit jedem Schnitt aboralwärts weiter aus einander (mittleres Stadium Fig. II), bis sie endlich in einer Geraden zu liegen kommen. 4 und 4 werden undeutlich, so dass verhältnismäßig bald nur noch Spuren von ihrem peripherischen Theil vorhanden sind, länger erhalten sich 2 und 3. Das Entoderm zeigt wenig Veränderung, fast bei allen Exemplaren ist es in dem Interparietalraum 1—1 in der Mitte ausgehöhlt, oft regelmäßig, wie bei Fig. II, manchmal ist der Kontour der Höhlung auch lappig, einmal sah ich in der Höhlung einen unregelmäßigen Zellhaufen.

Besonders interessant sind die Schnitte durch das Ende des

Schlundes. Hier werden zuerst die Parietes 2 und 3 undeutlich, darauf auch die dünne Stützlamelle, so dass im Centrum nichts übrig bleibt als ein gleichmäßiger Haufen von Entodermzellen, an den von beiden Seiten die Paries 1, 1 heranragen. Einige Schnitte weiter sind letztere mit einander in der Mitte verschmolzen zu der schon oben erwähnten Scheidewand. An einigen Larven traf ich ein Stadium, bei dem der Schnitt durch diese Scheidewand noch als einfache Linie erschien, der einzelne »Zellkerne« dicht anlagen, erst an den folgenden Schnitten trat ein zweiter Kontour auf, bei den meisten anderen Larven dagegen sah ich gleich den Kontour in der Mitte doppelt (Fig. III) und zwischen den beiden Linien kleine Zellen. Einen Schnitt etwas hinter dem Ösophagusende stellt Fig. III dar. Die weiteren Schnitte von hier bis zum aboralen Ende bieten wenig Erwähnenswerthes. Von den Paries (außer 1, 1) treten nirgends mehr Spuren auf, die Scheidewand *S* bleibt deutlich bis zum Ende, die Entodermhöhlen *h* (eine zweite ist kurz nach Ende des Schlundes dazu gekommen) setzen sich mit mancherlei Unregelmäßigkeiten noch ziemlich weit fort, bis endlich das ganze Entoderm wieder solid wird (Fig. IV). Hier verschwinden auch die Zellen in der Längsscheidewand und dieselbe erscheint auf dem Querschnitt als einfache Linie.

Das Wichtigste in vorstehender Beschreibung lässt sich zusammenfassen wie folgt: Die Längsscheidewand *S* entsteht durch centrale Verschmelzung der Paries 1, 1, die in ihr liegenden Zellen entstammen wahrscheinlich dem Entoderm, doch ist durch die Beziehungen der Scheidewand zum Ösophagus auch die Möglichkeit einer Entstehung aus dem Ektoderm gegeben. Der Hohlraum der Larve wird durch die Scheidewand in zwei Theile getheilt, von denen der eine dem einzigen Interparietalraum 1—1, der andere den übrigen sieben Interparietalräumen entspricht.

---

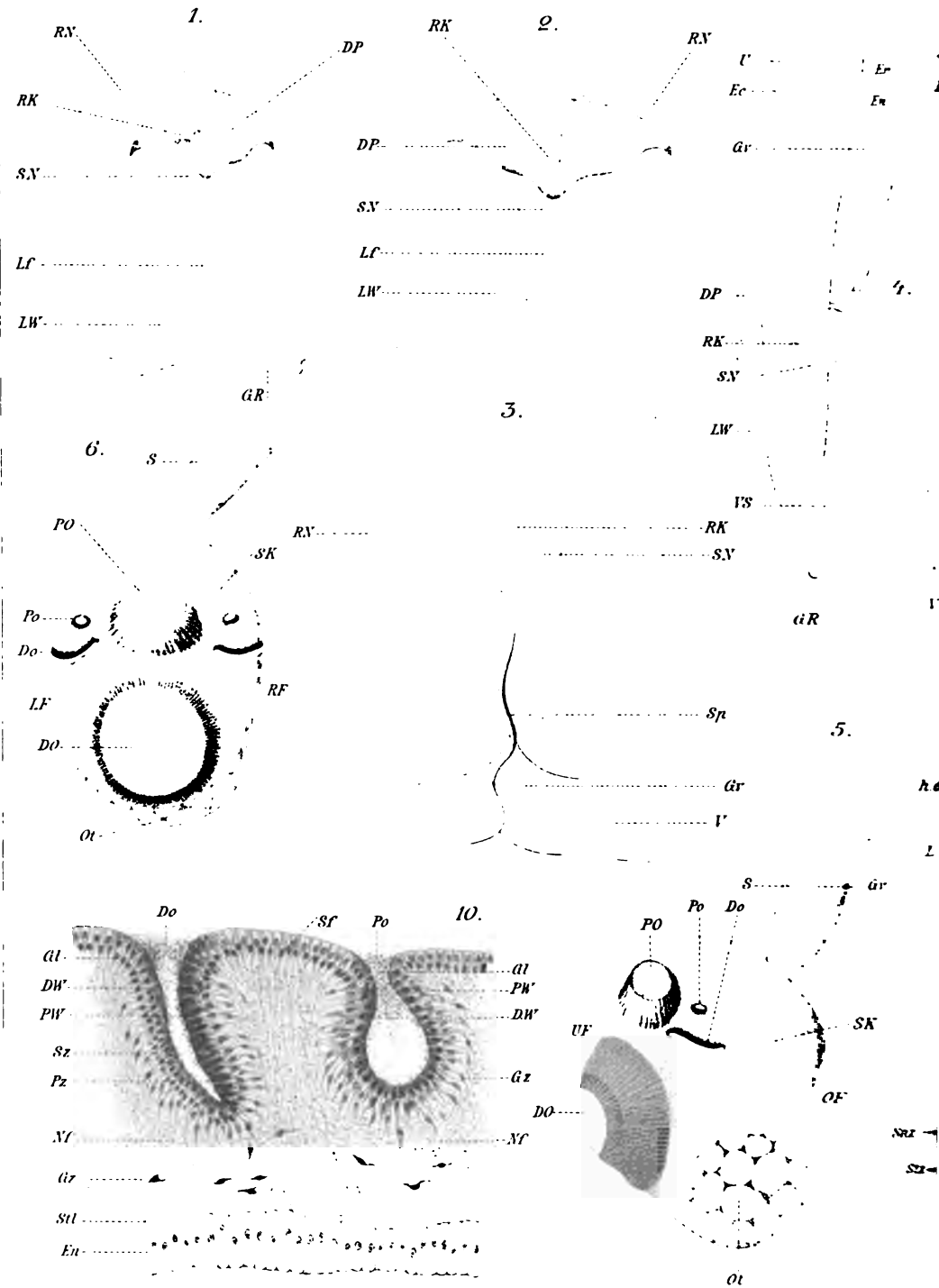


---

**Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.**

---

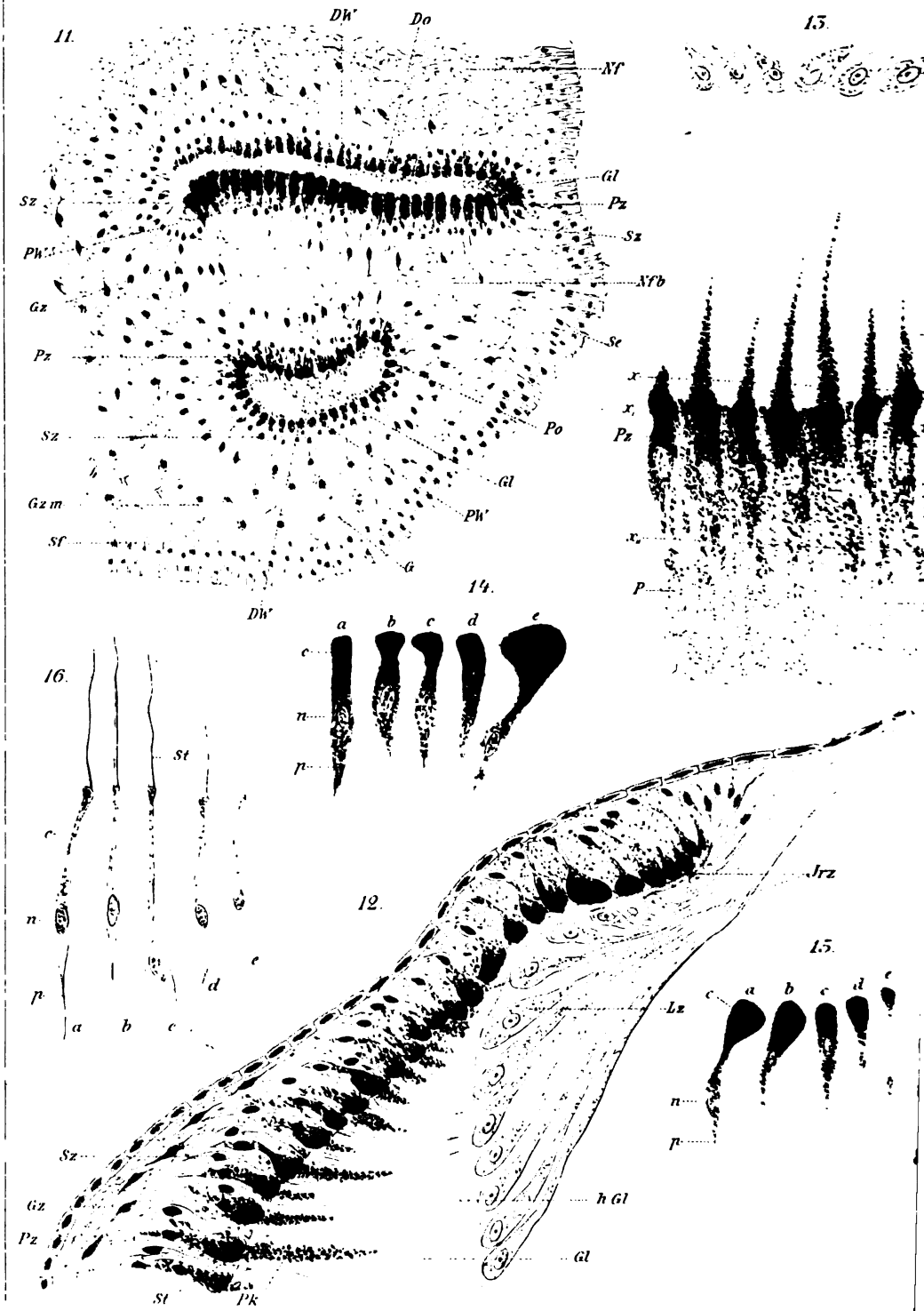


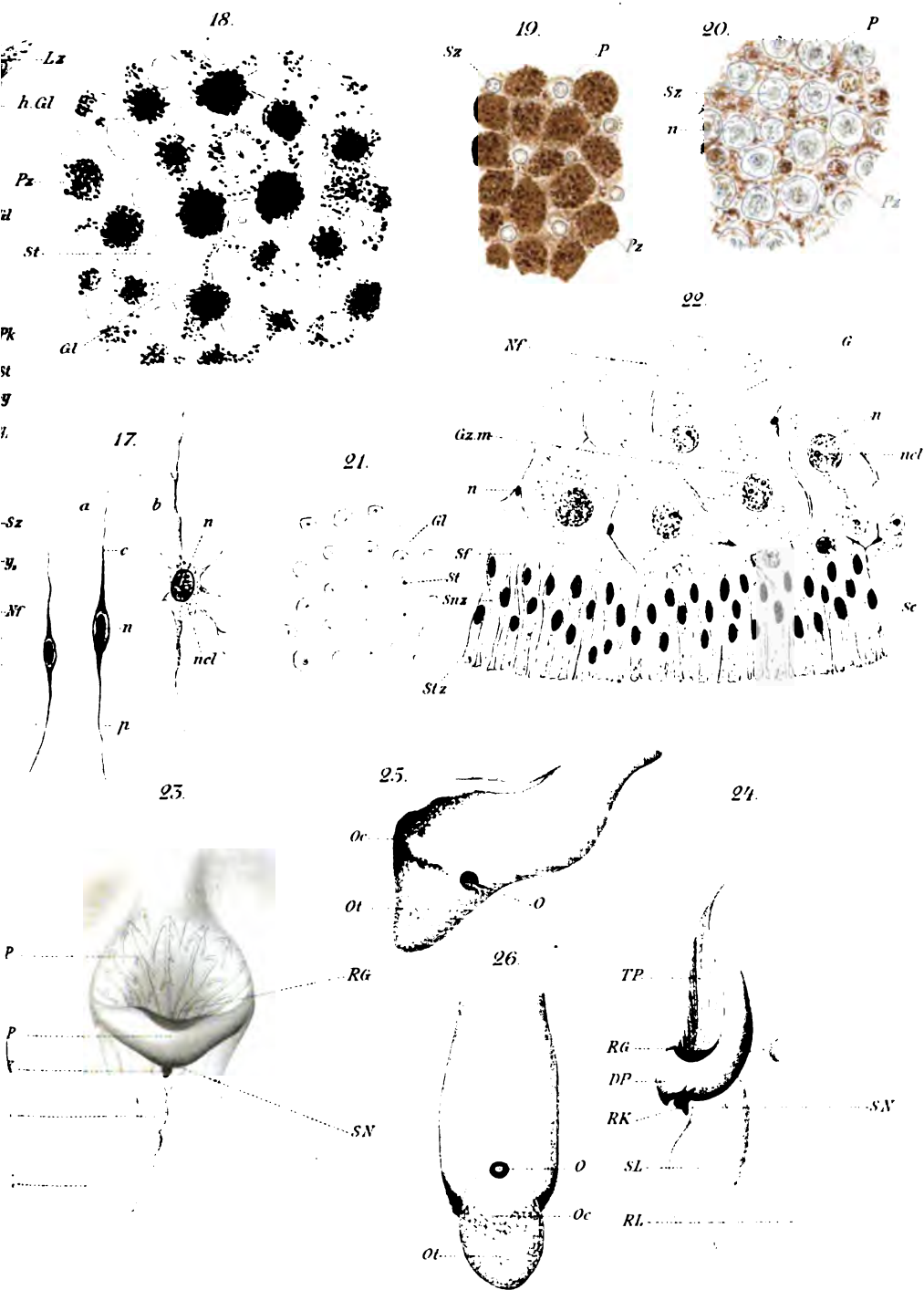






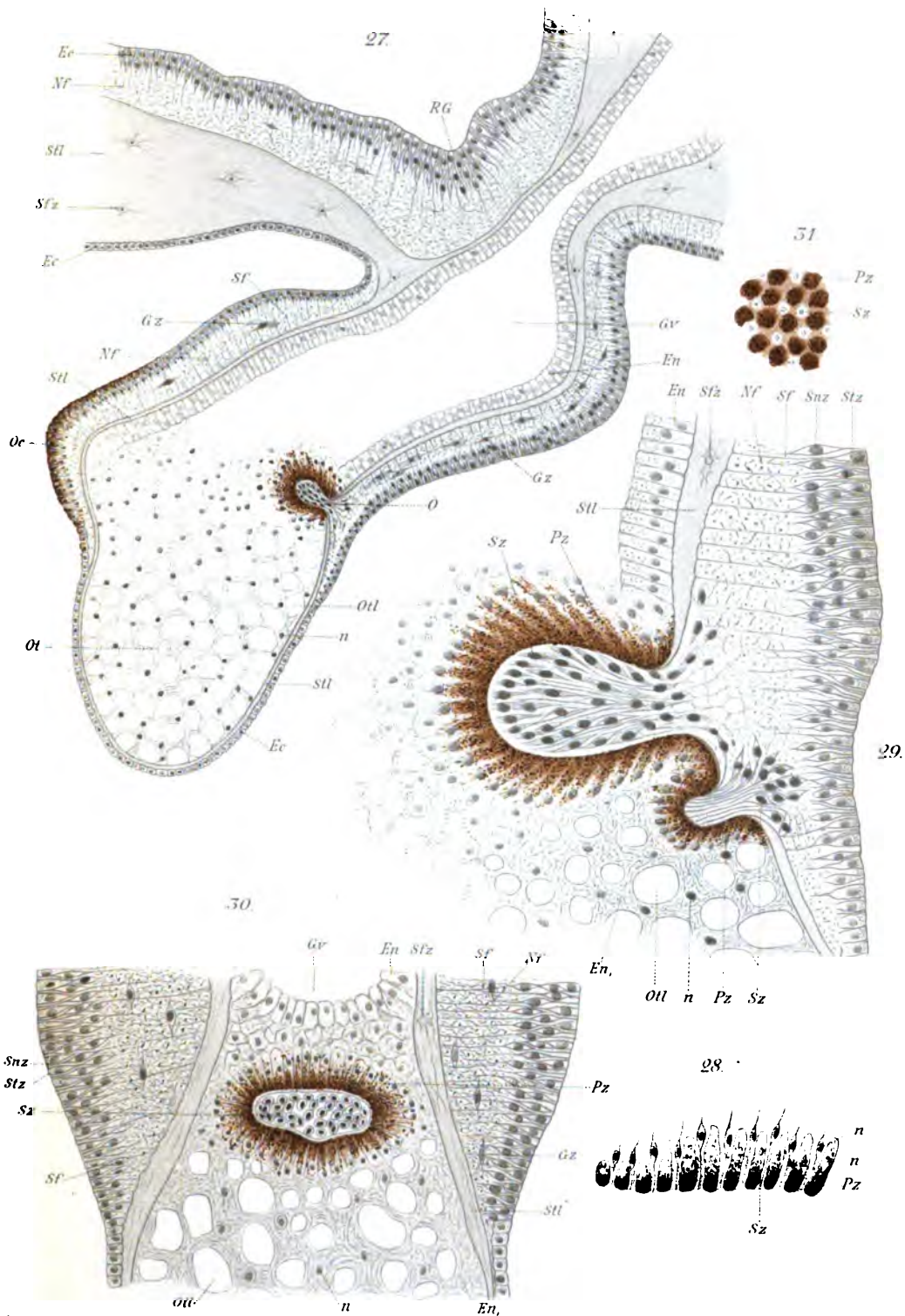




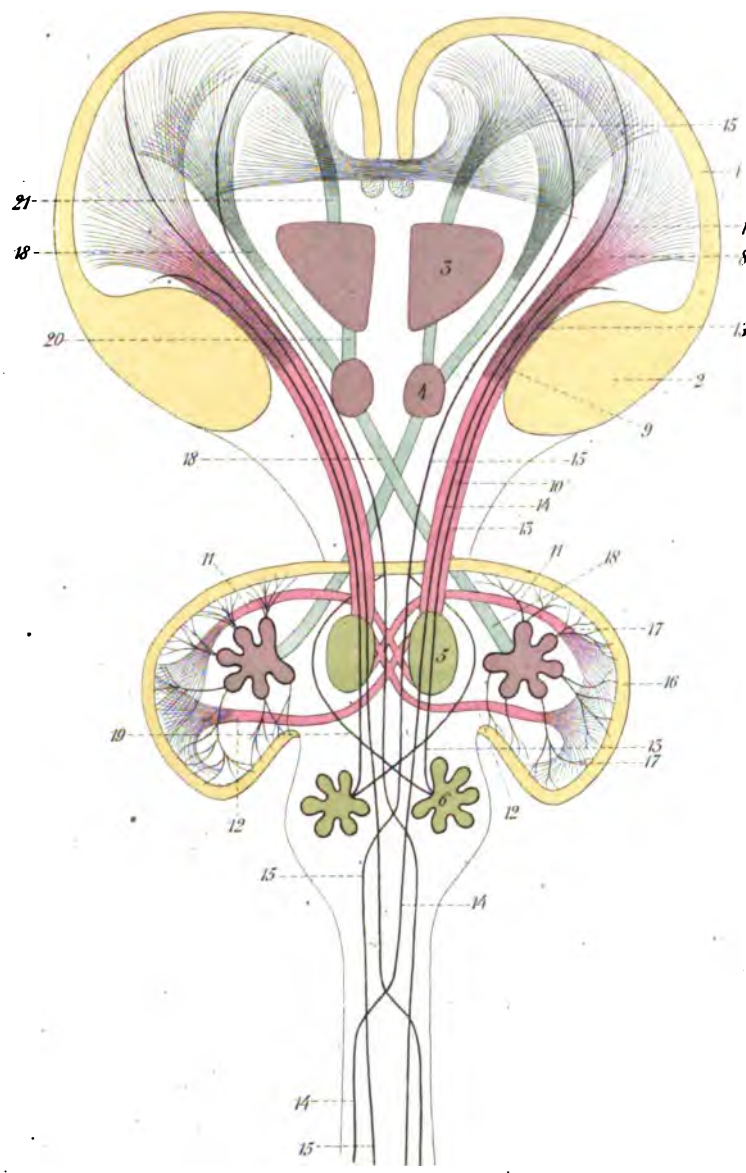












Figurama 91:

*Schema der intellectuellen Bahnen und Centra.  
(Verbindung zwischen Gross- und Kleinhirn)  
bei den Säugethieren.*

Ed. neu v. A. Fritze Leipzig

Verlag von Wihl. Engelmann in Leipzig.





Fig.1

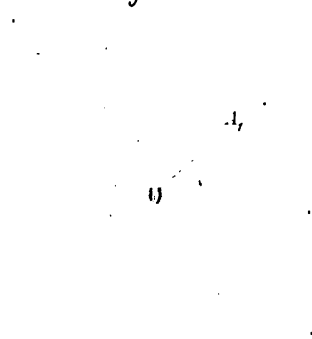


Fig.2.



Fig.3.

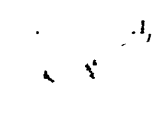


Fig. 4.

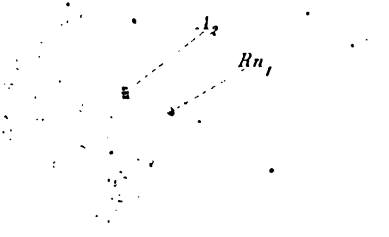


Fig.6.



Fig.5.

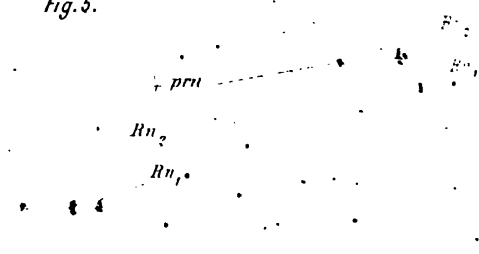


Fig.7.

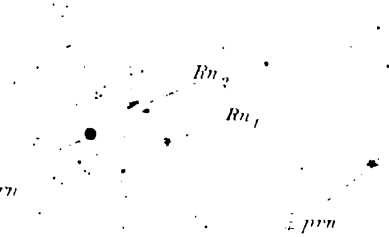


Fig.8.

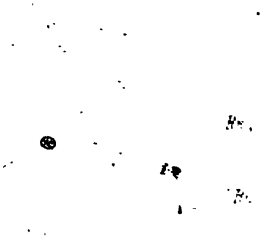


Fig.9.

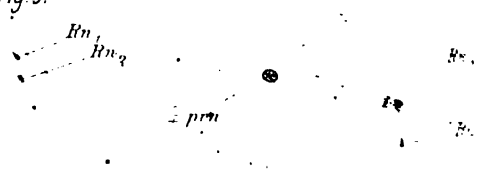


Fig. 10.

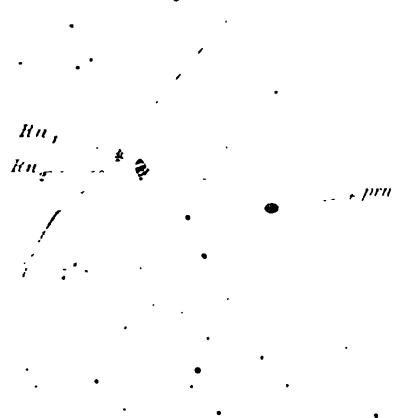


Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.

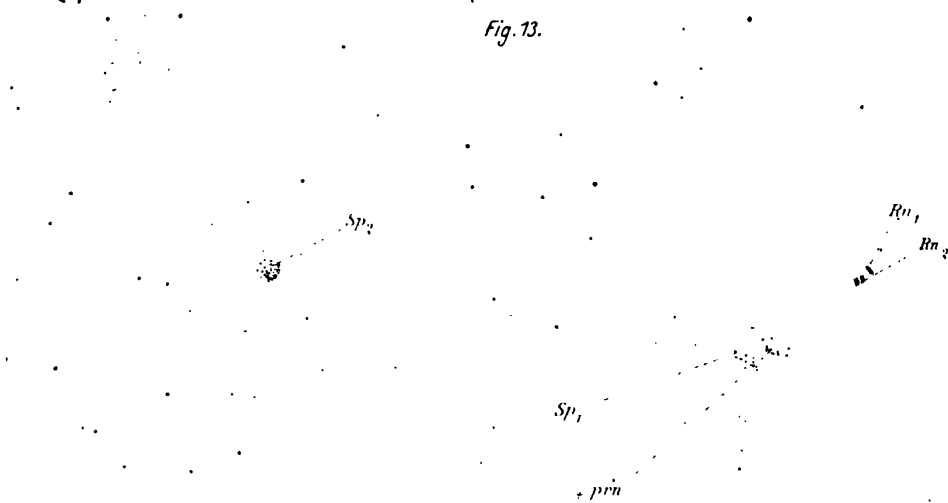








Fig. 1. (1/2)

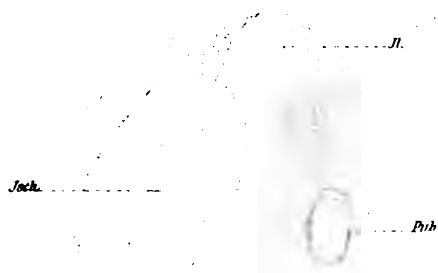


Fig. 2. (1/2)



Fig. 3.



Fig. 4. (1/2)



Fig. 5. (1/2)

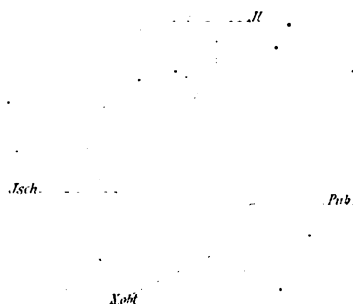


Fig. 6. (27)

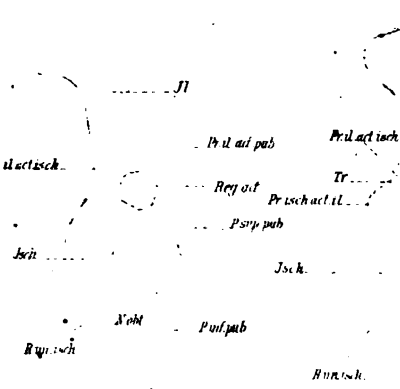


Fig. 7. (27)

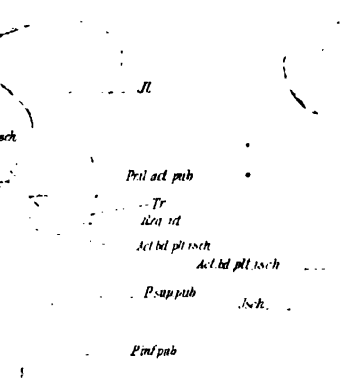


Fig. 8. (27)

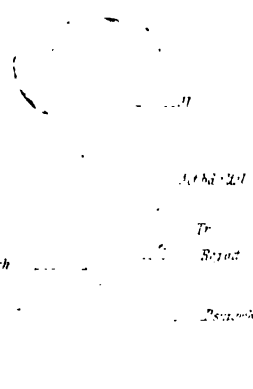


Fig. 9. (27)

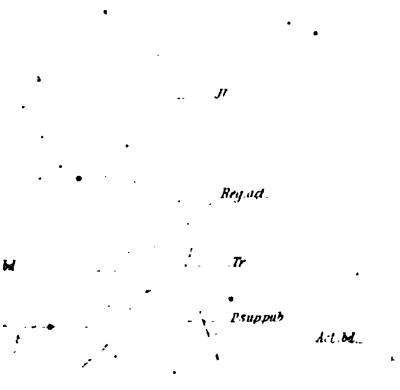


Fig. 10. (27)

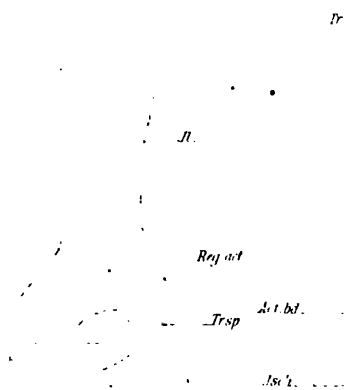


Fig. 11. (27)

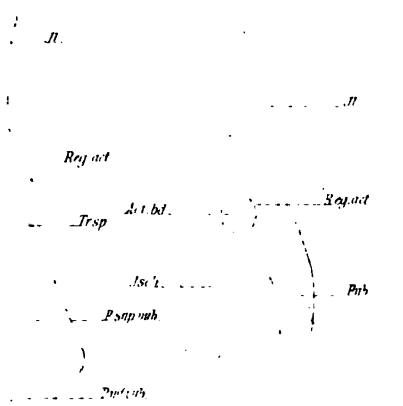


Fig. 13. (27)

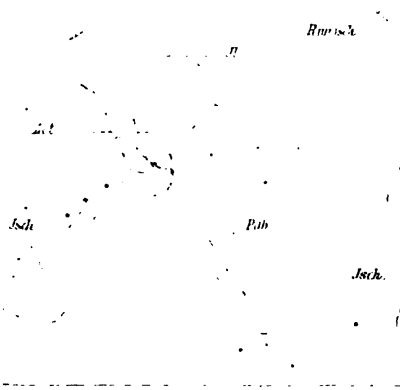


Fig. 14.

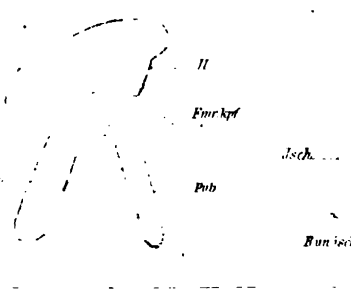
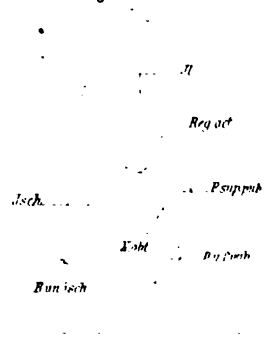
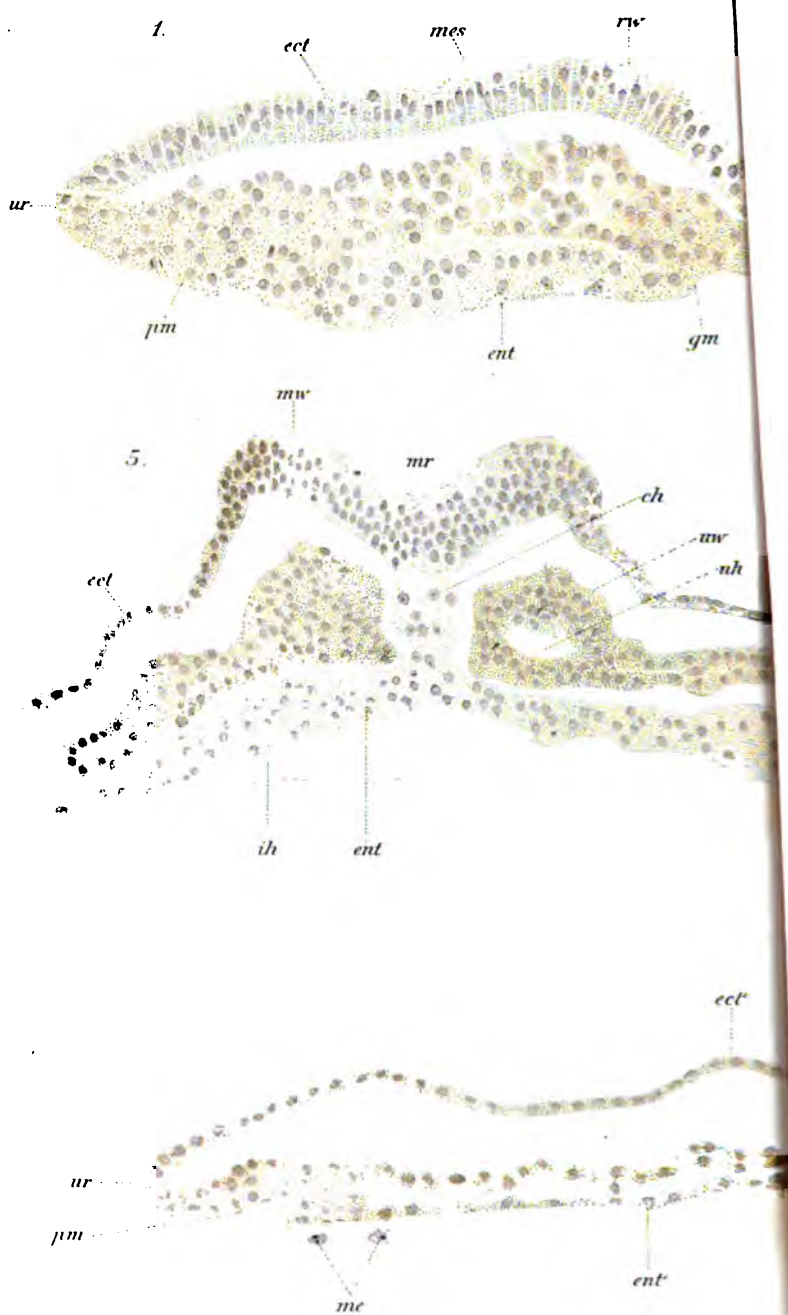


Fig. 12. (27)











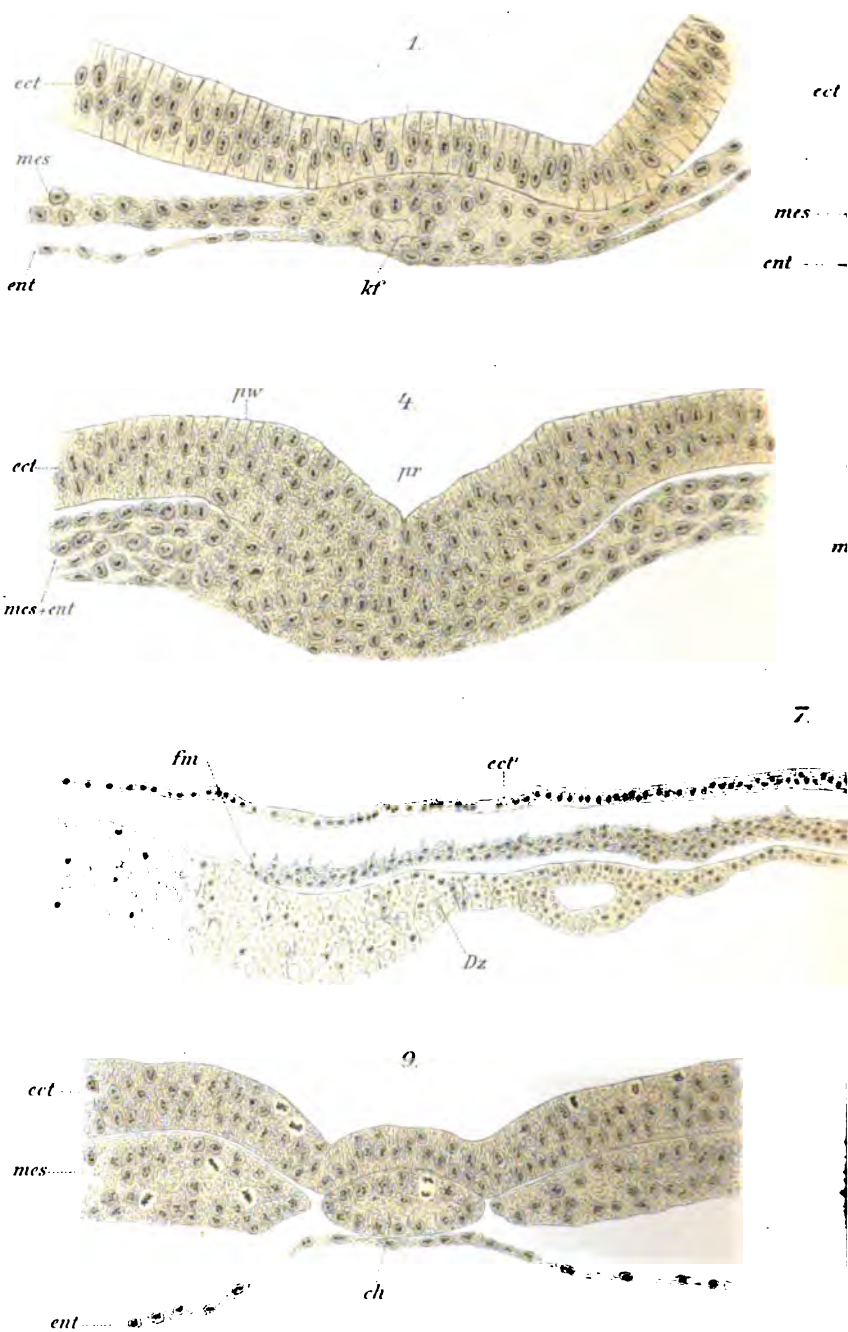


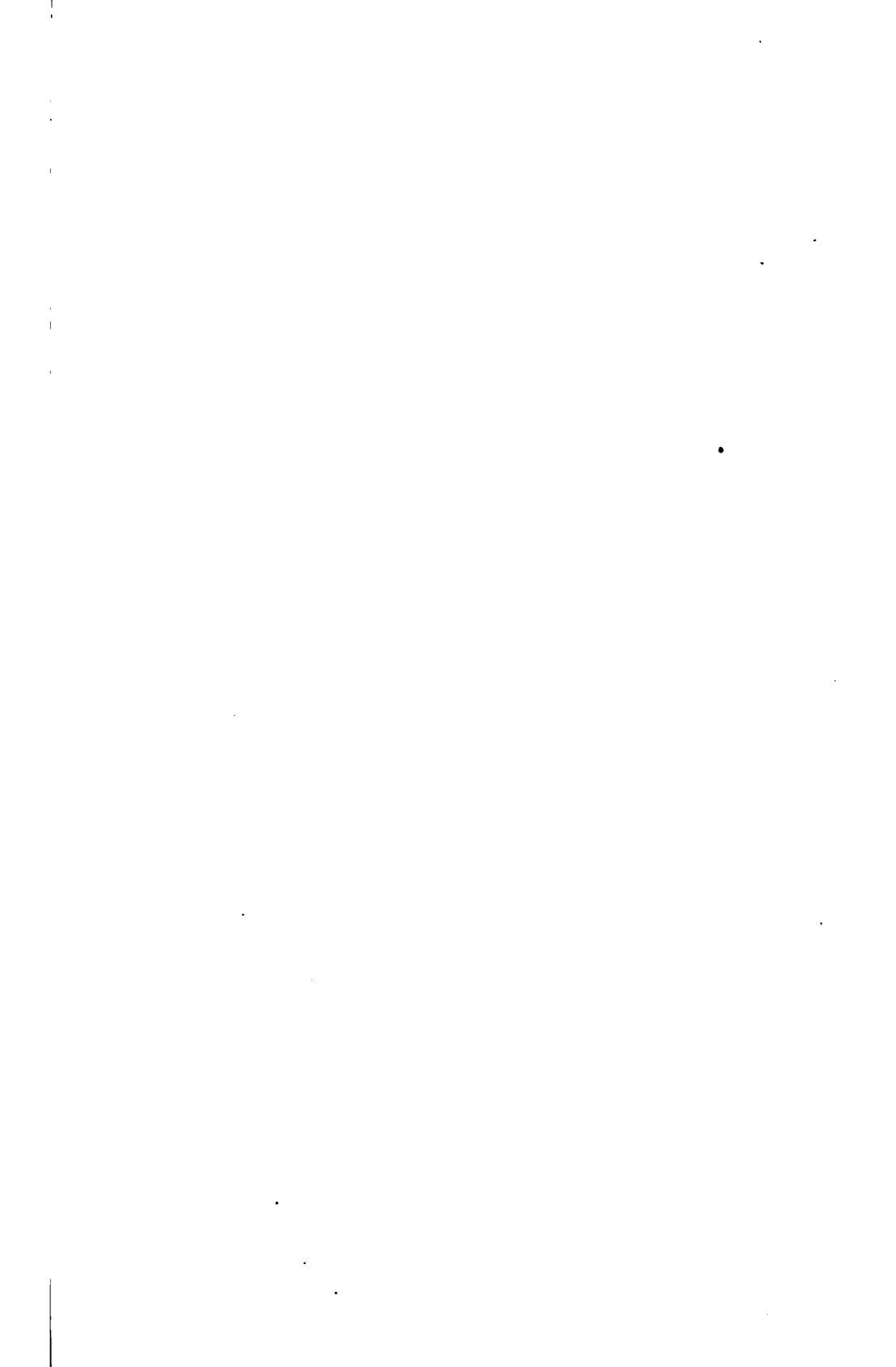


12

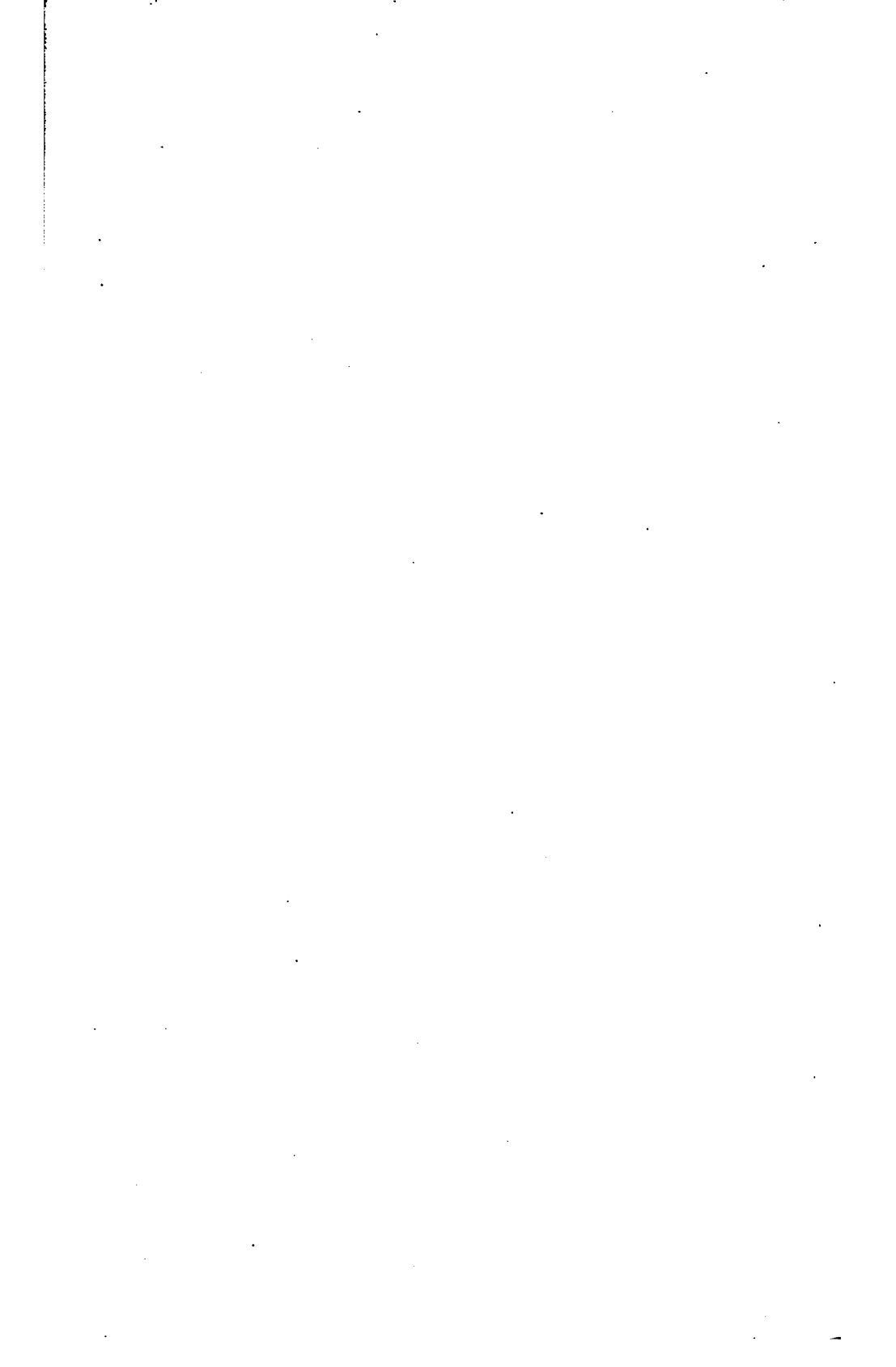
1111











1.



2.

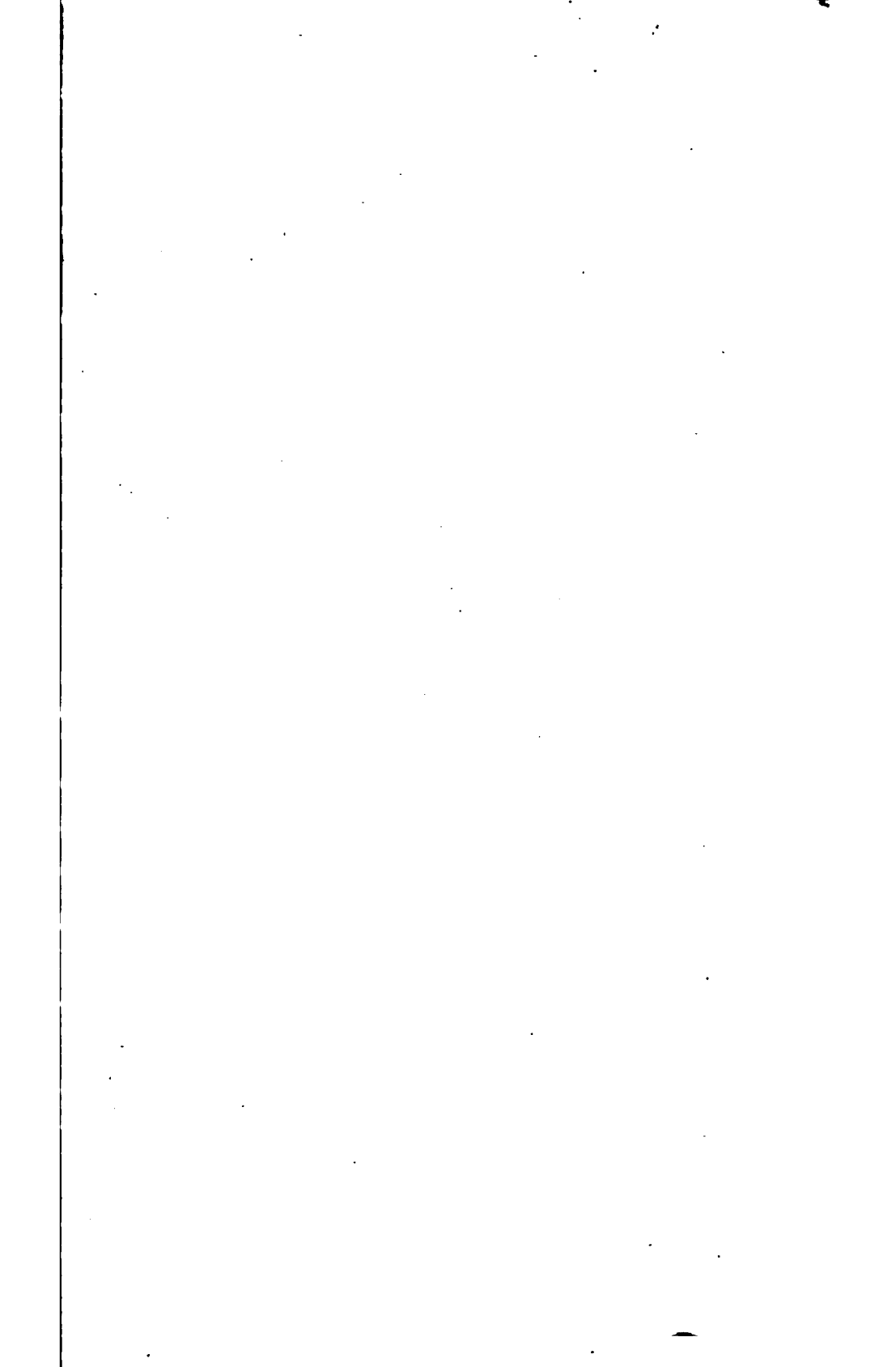


3.



4.

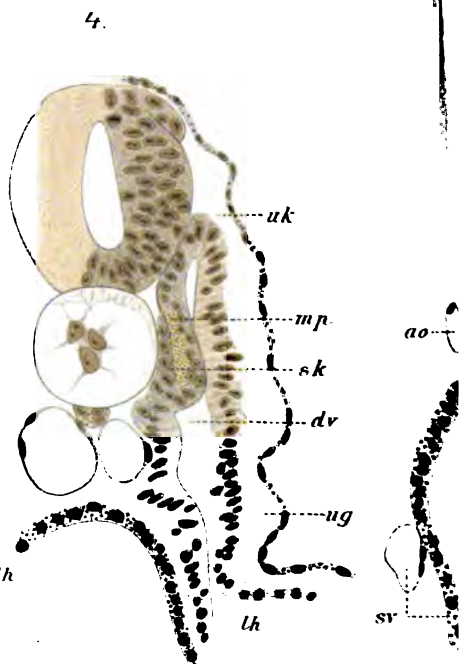
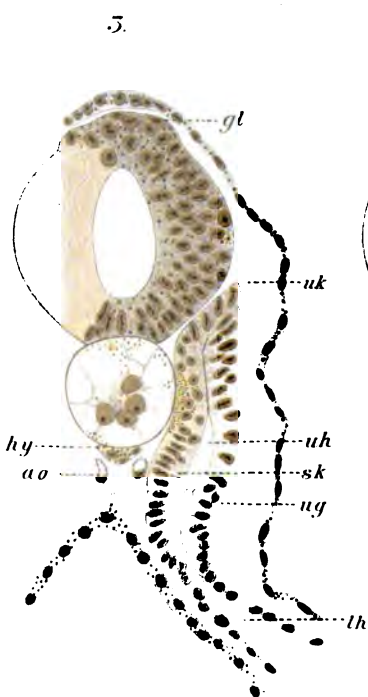
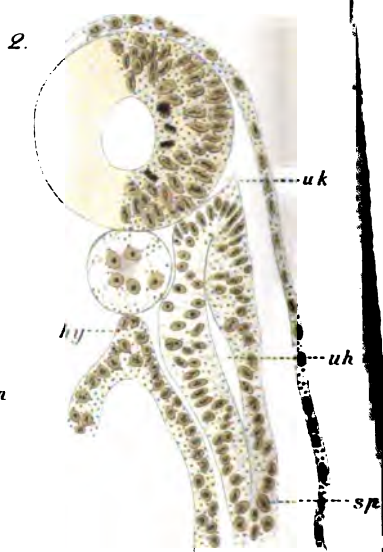
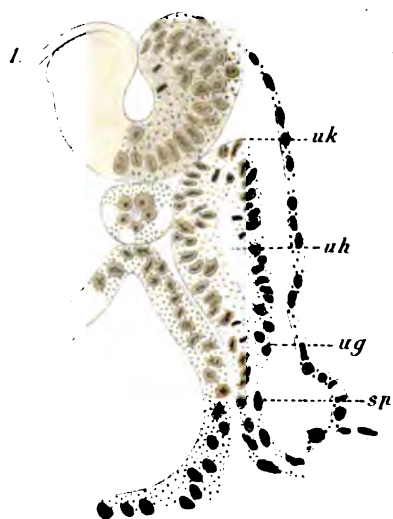


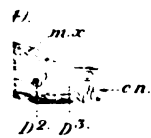




Morp







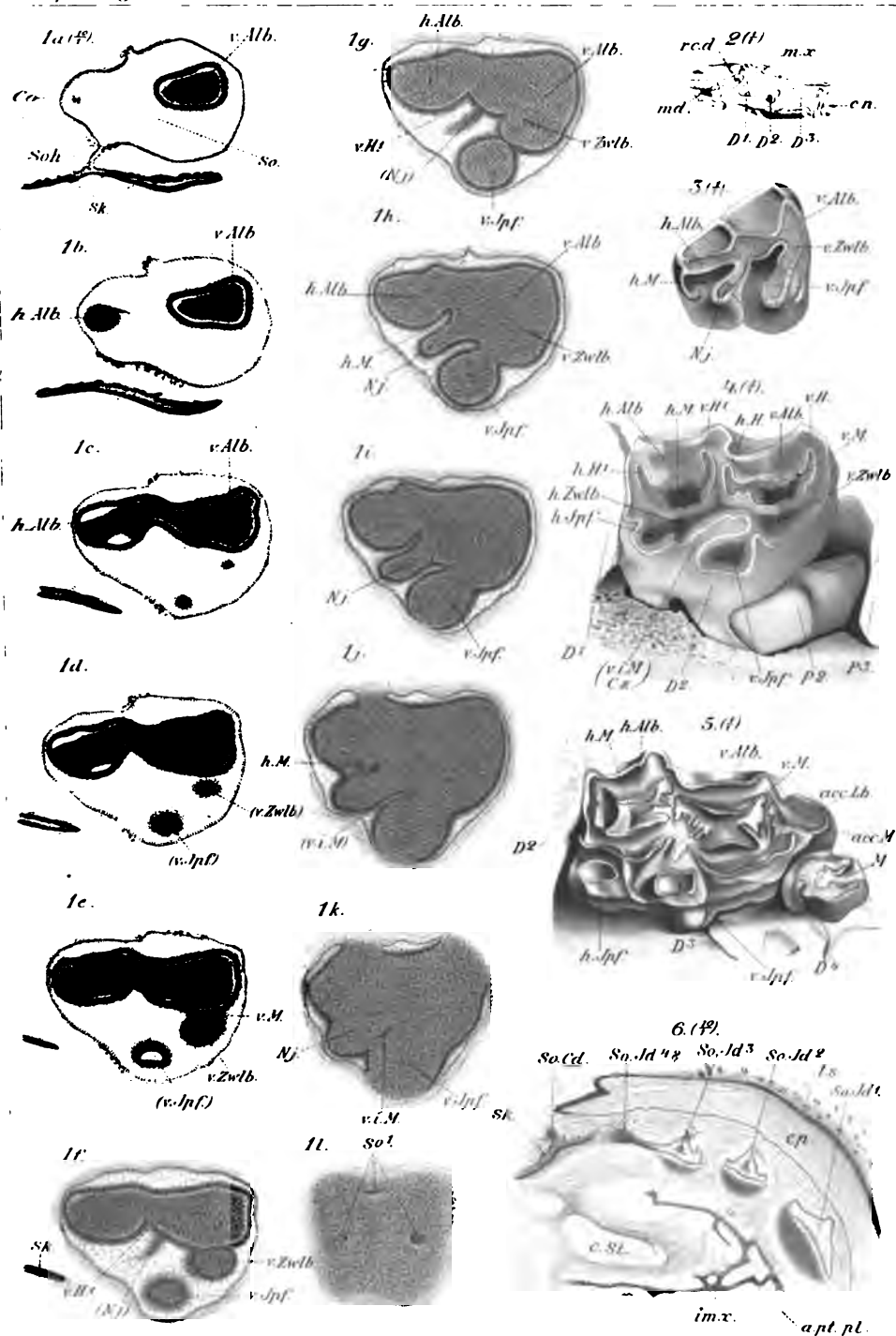
apt. pl.

*Mor*

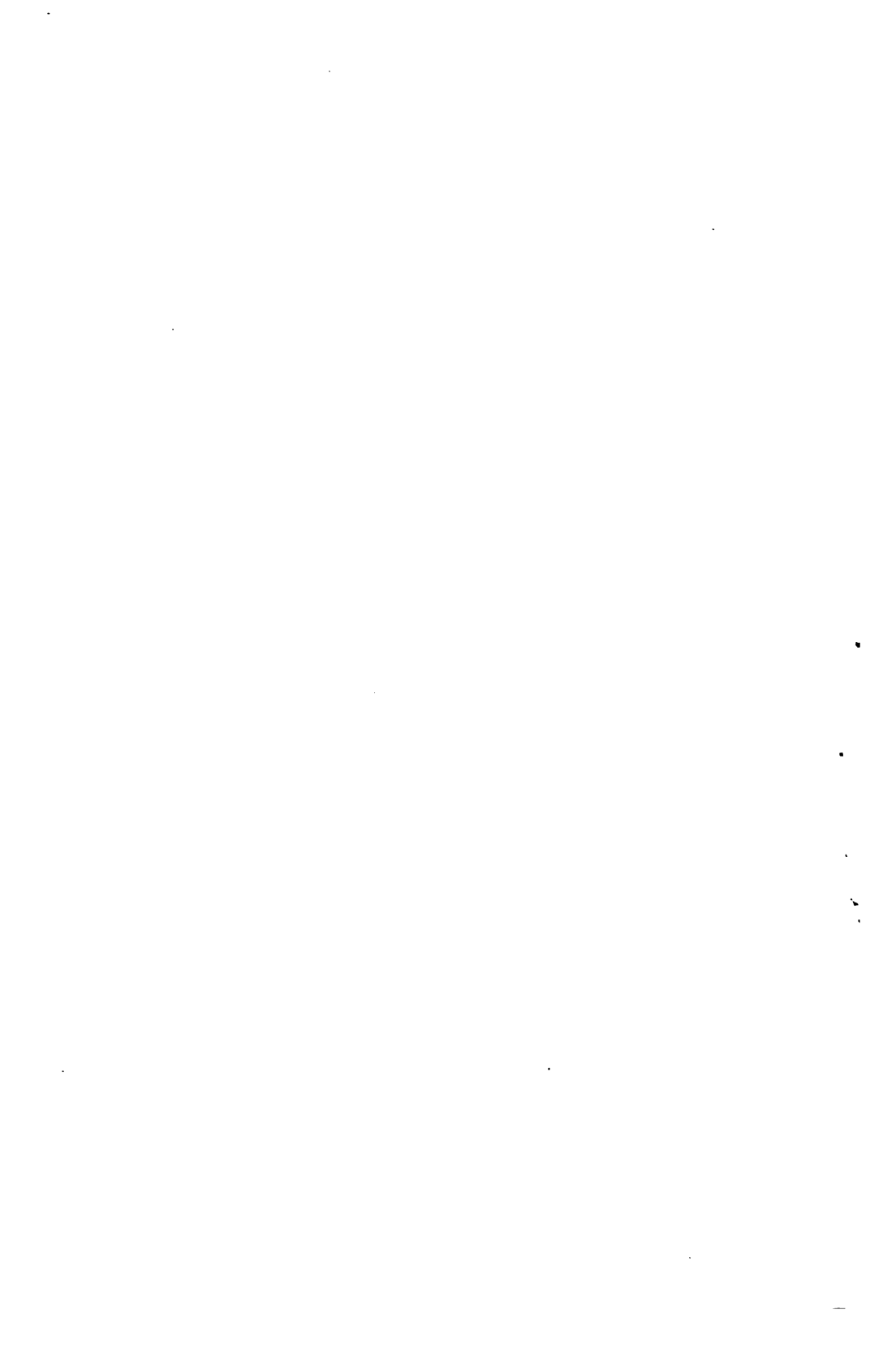
*L*

*(*

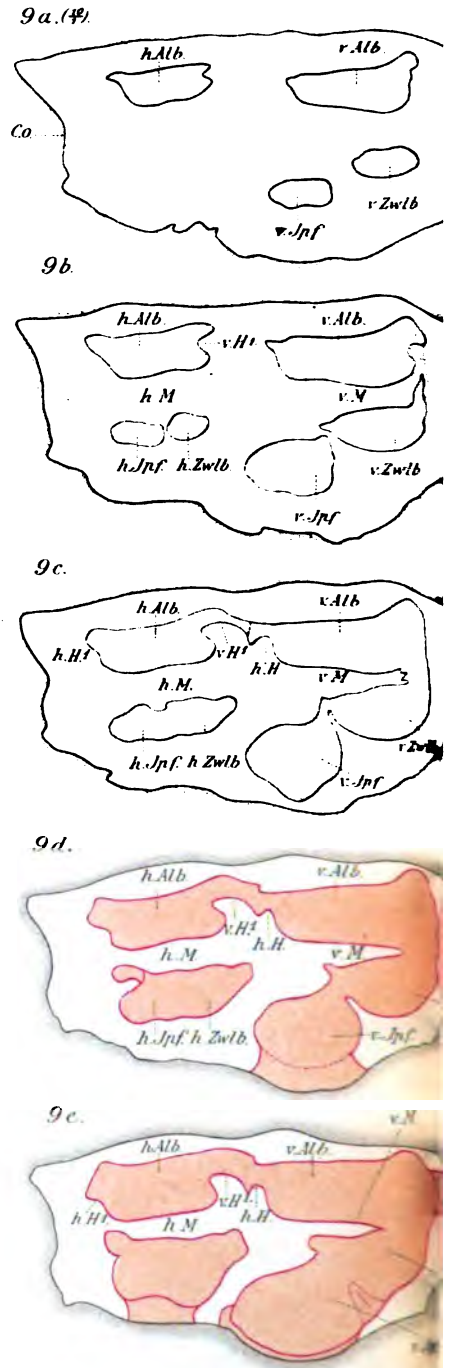
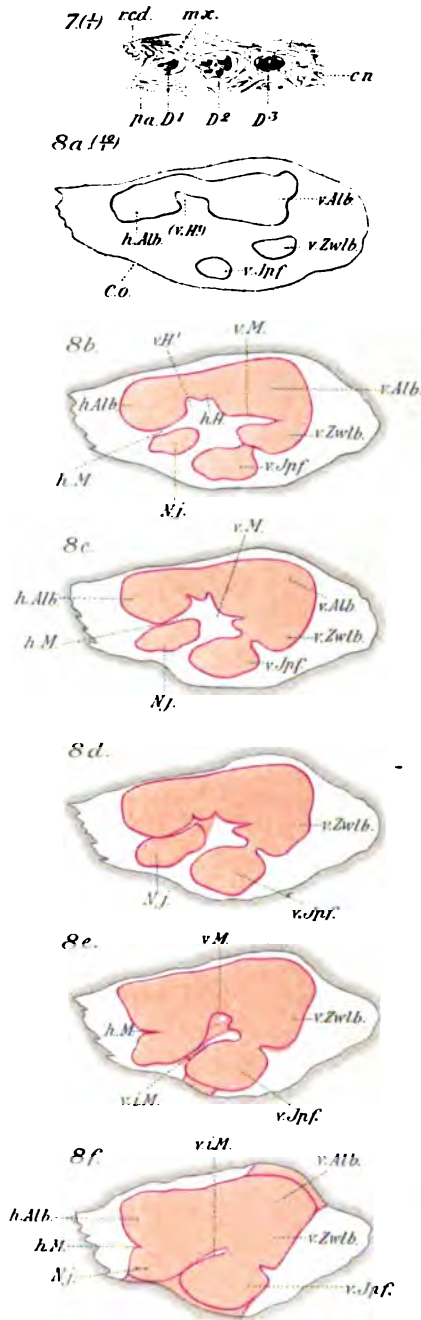
*h*

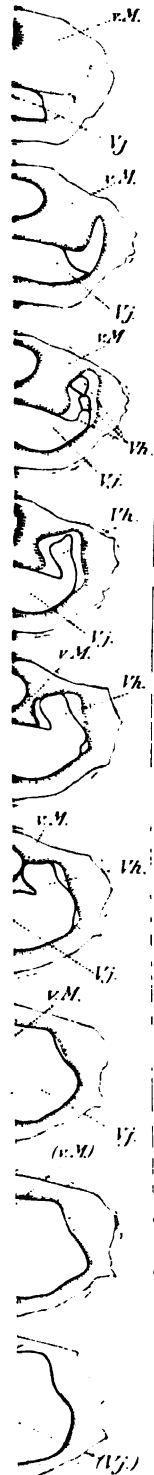












*Morphe*

7.

8a

8

8

8

8

8

*h Alb*

*h M*

8

8

8

*h Alb*

*h M*

*N*

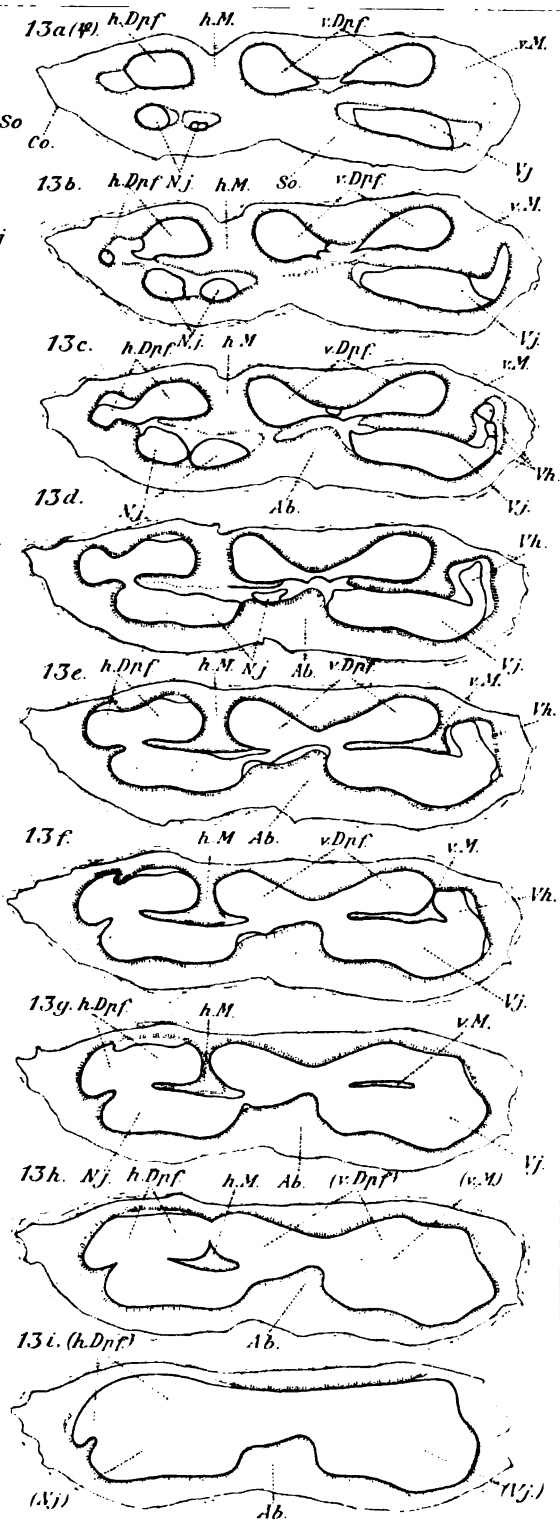
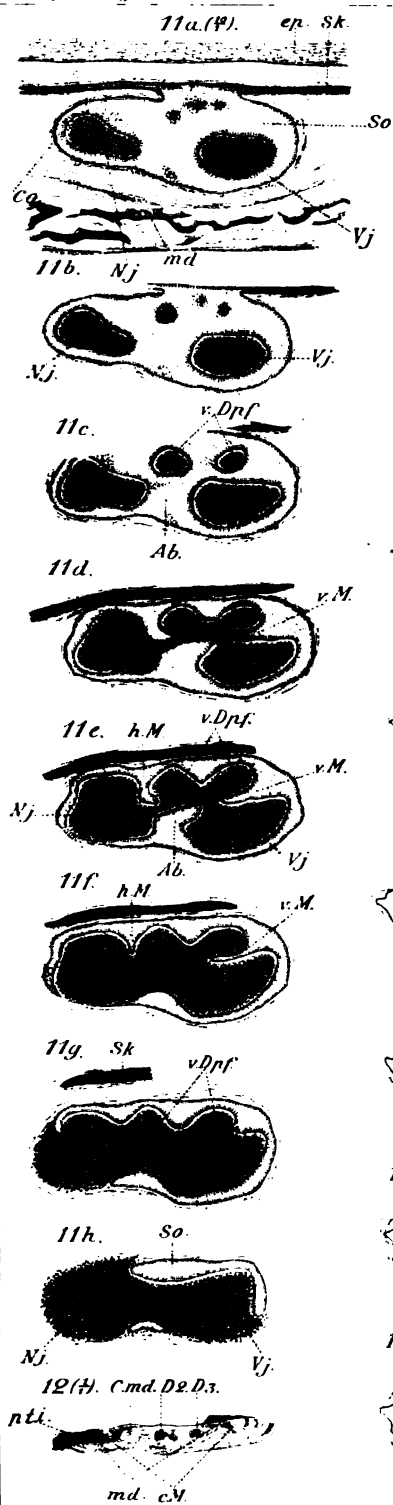












Fig. 7.



Fig. 8.

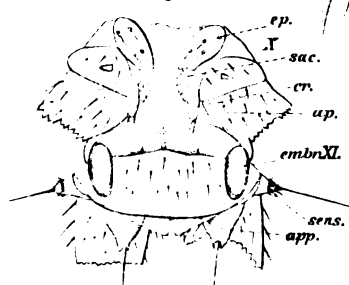


Fig. 10.

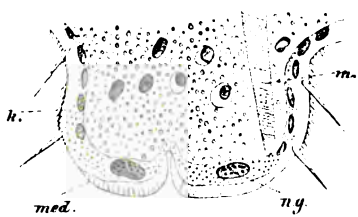


Fig. 16.

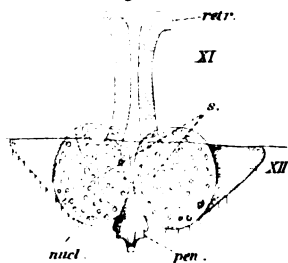


Fig. 9.



Fig. 11.

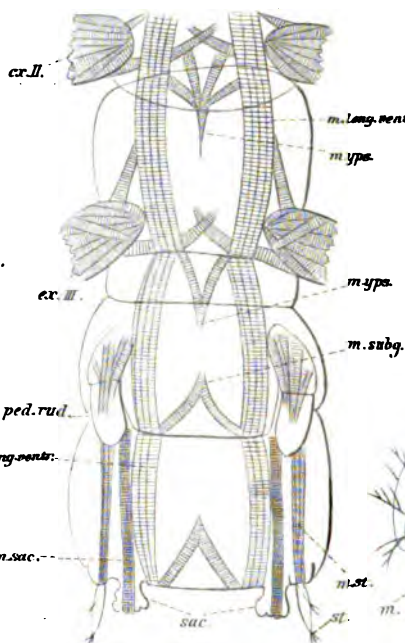


Fig. 14.

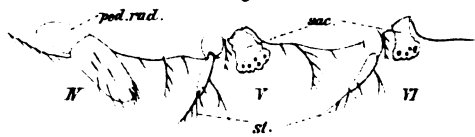


Fig. 15.

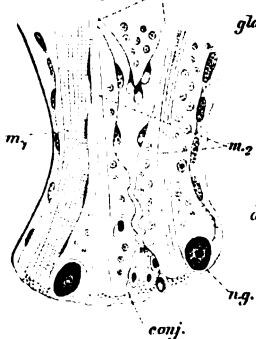


Fig. 17.

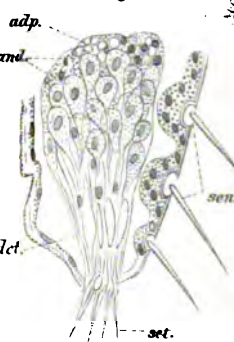


Fig. 17 a.



m. long. ventr.

form.

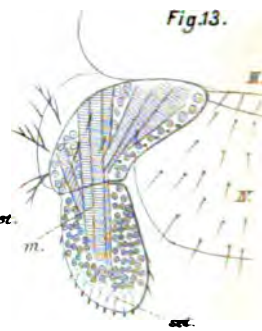
m.

pod. rad.

Fig.

Fig.

Fig. 13.











LIV.

Fig. 4.

"

Srt

Fig. 6.

Fig. 2.

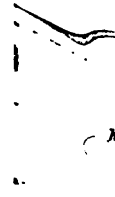
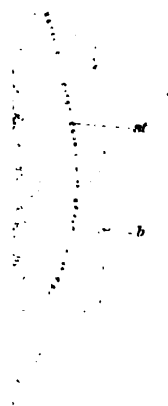
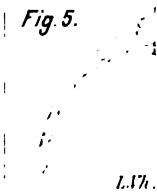


Fig. 5.

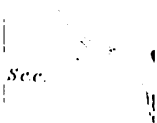




*Fig. 5.*



*L.H.*



*Sec.*



*Sa.*

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

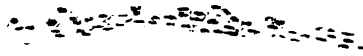


Fig. 4.



Fig. 5.









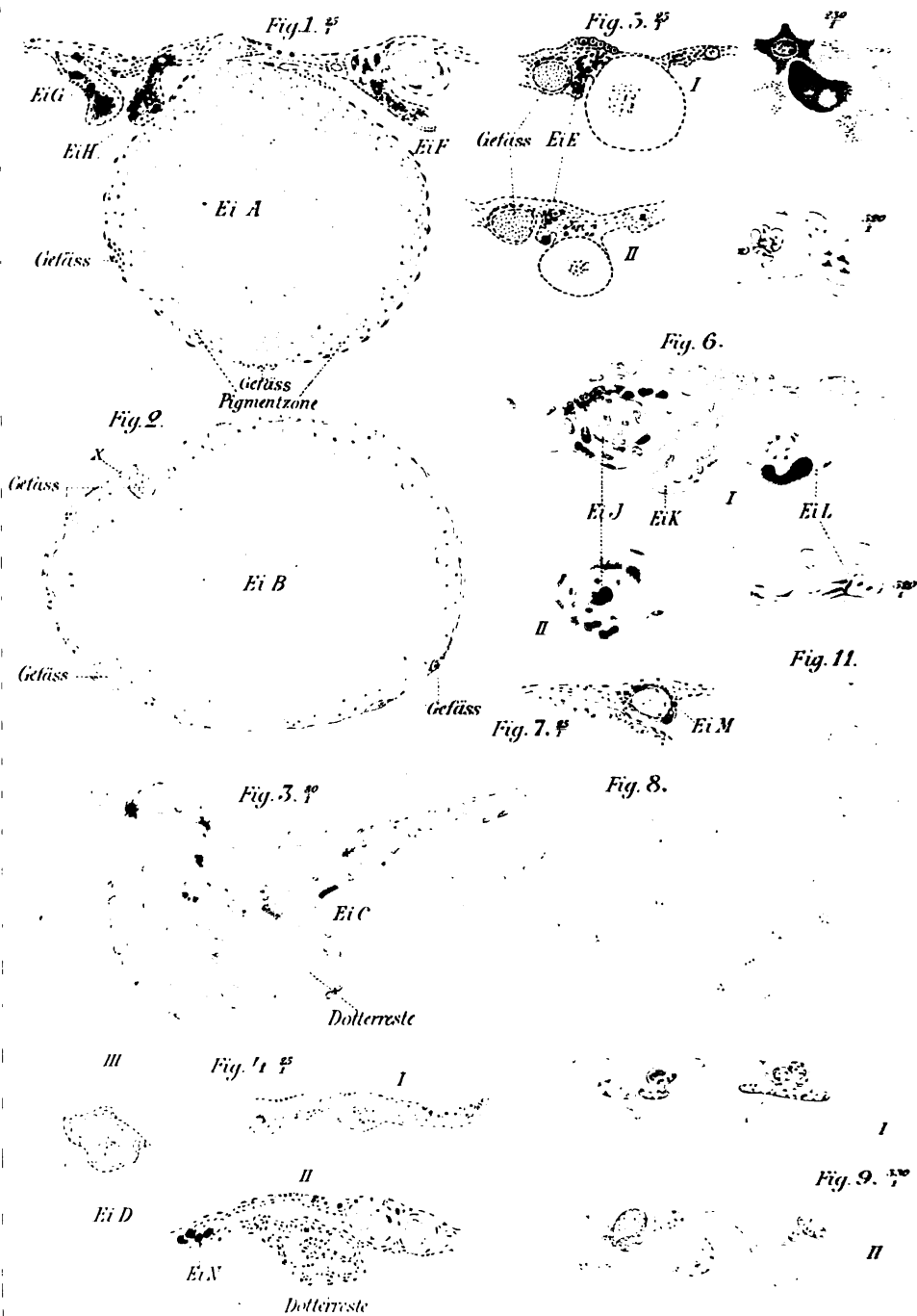


Fig. 10.  $\frac{320}{1}$  EiA.



Fig. 11.  $\frac{320}{1}$

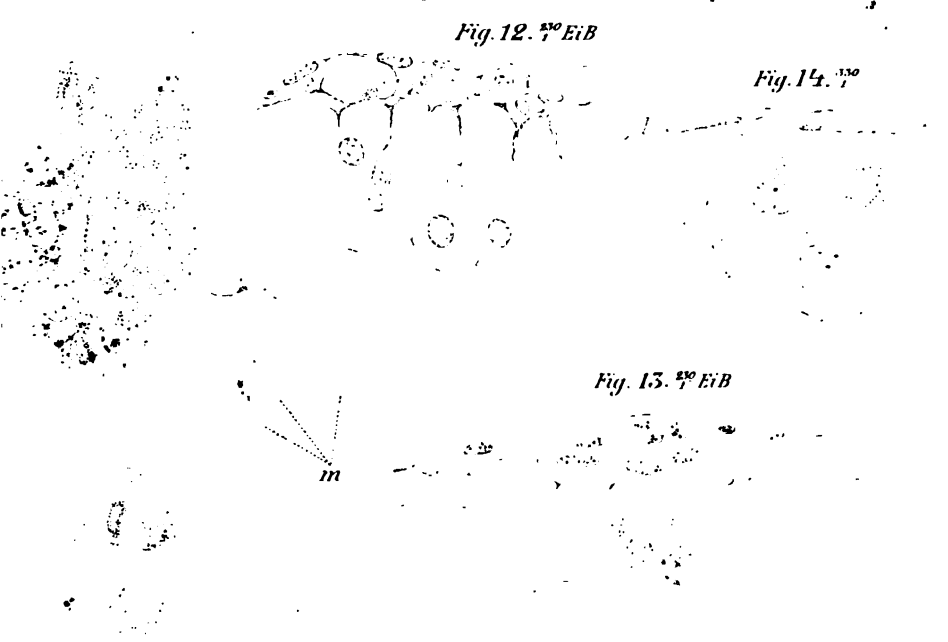


Fig. 12.  $\frac{320}{1}$  EiB

Fig. 14.  $\frac{320}{1}$

Fig. 13.  $\frac{320}{1}$  EiB





Fig. 15. 學 E. A.

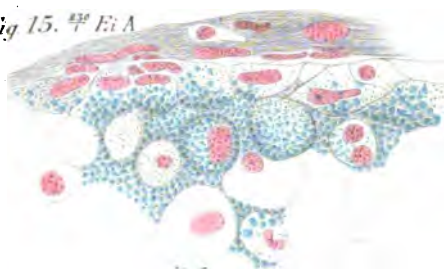


Fig. 16. 學



Fig. 19. 學

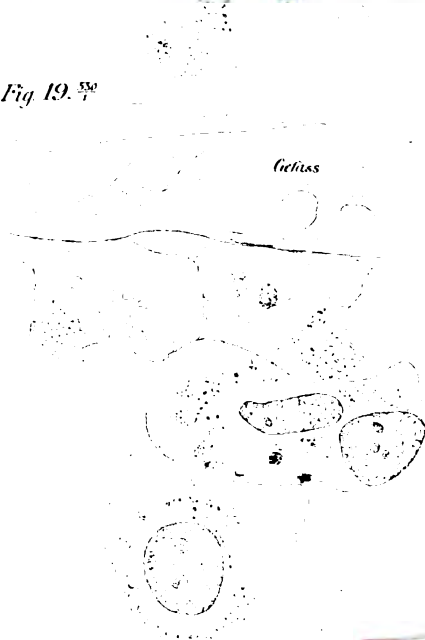


Fig. 18.



Fig. 17. 學

Fig. 21. 學



Fig. 22 (a). 學



Fig. 20. 學

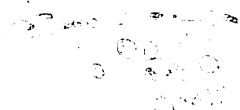


Fig. 24. 學



Fig. 22. 學







# *Morphology*

*Fig. 13.*



*Fig. 19.*



*Fig. 2*





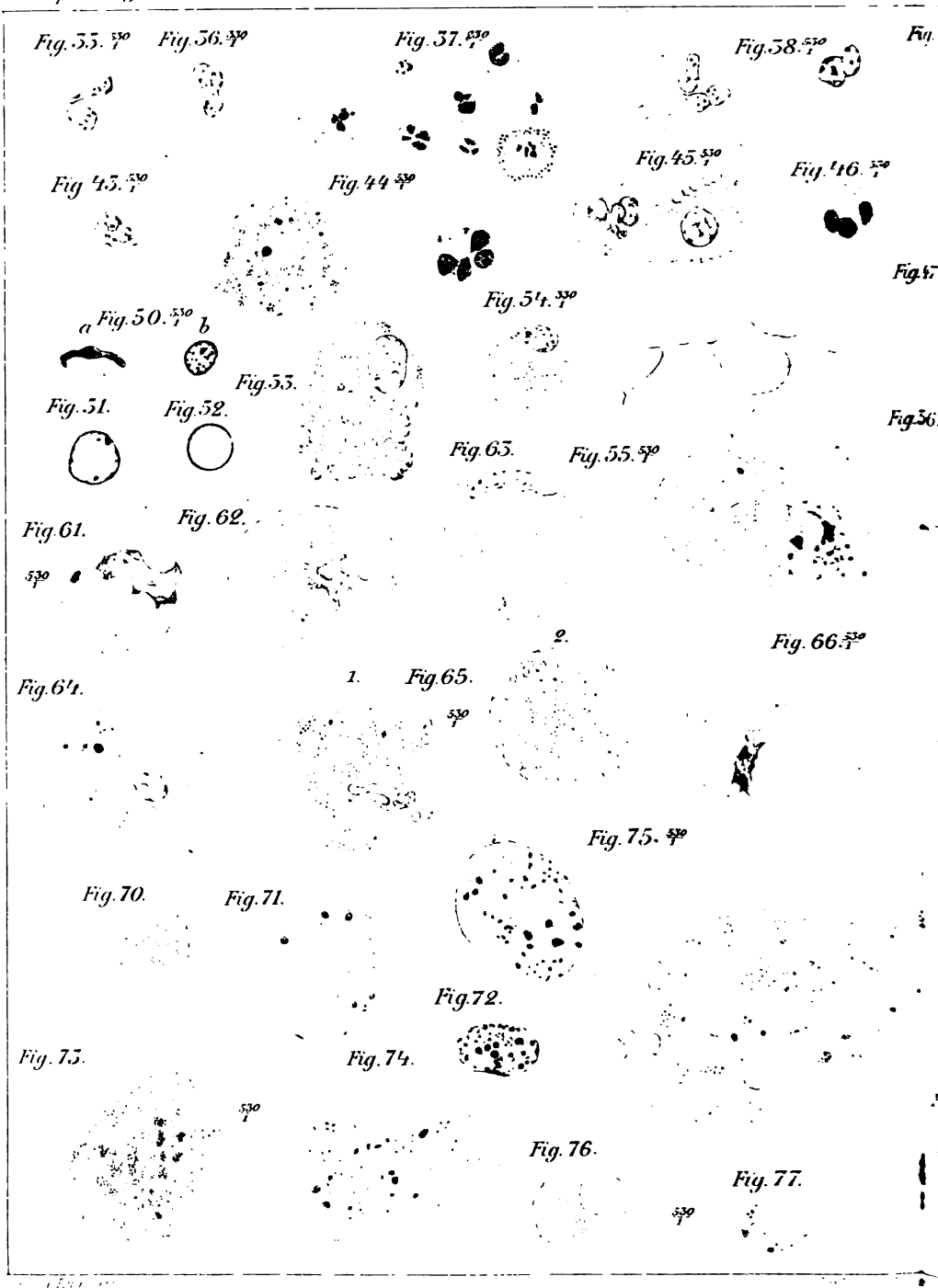


Fig. 39.

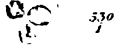


Fig. 40.

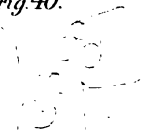


Fig. 41. <sup>530</sup>

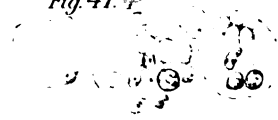


Fig. 42. <sup>530</sup>

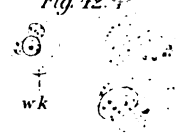


Fig. 49.

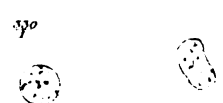
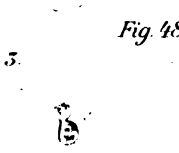


Fig. 48

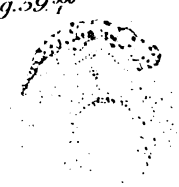


2.

Fig. 60. <sup>530</sup>



Fig. 59. <sup>530</sup>



d

Fig. 58.



Dotter

Gefäss

Fig. 57.

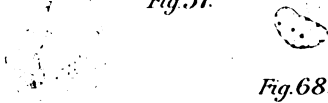


Fig. 68. <sup>530</sup>



Fig. 67.



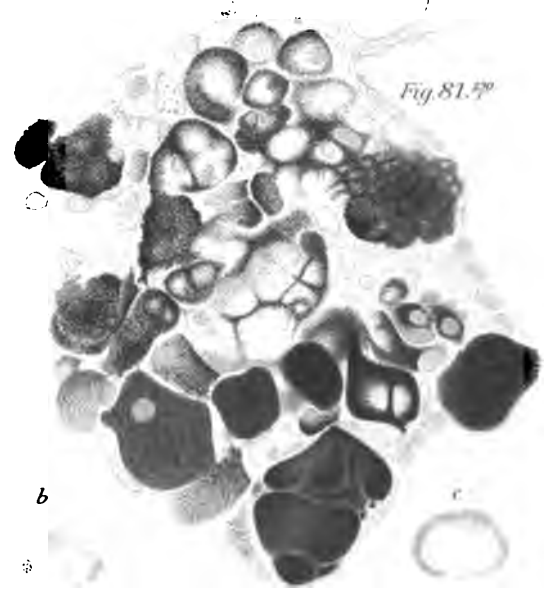
Fig. 69.



Fig. 80. <sup>530</sup>



Fig. 81. <sup>530</sup>



b

c

a

Fig. 79. <sup>530</sup>

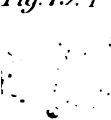


Fig. 78. <sup>530</sup>







*Fig. 82.* <sup>350</sup>

*Fig. 83.* <sup>350</sup>



*Fig. 84.* <sup>100</sup>

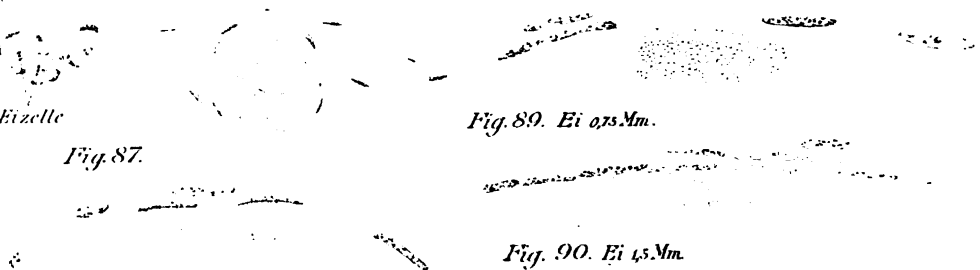
*Fig. 85.* <sup>100</sup>

*Fig. 86.* Ei 0.5 Mm.

*Eizelle*

*Fig. 87.*

*Fig. 89.* Ei 0.75 Mm.



*Fig. 88.*

*Fig. 90.* Ei 1.5 Mm.

*Fig. 92.* <sup>350</sup> Ei 2.5 Mm.

*Fig. 91.* Ei 1.5 Mm.

*Epithel*

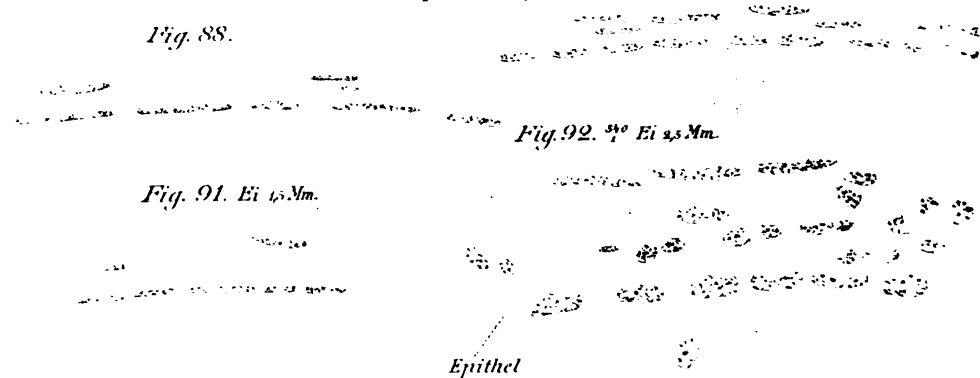


Fig. 93. 7<sup>e</sup>

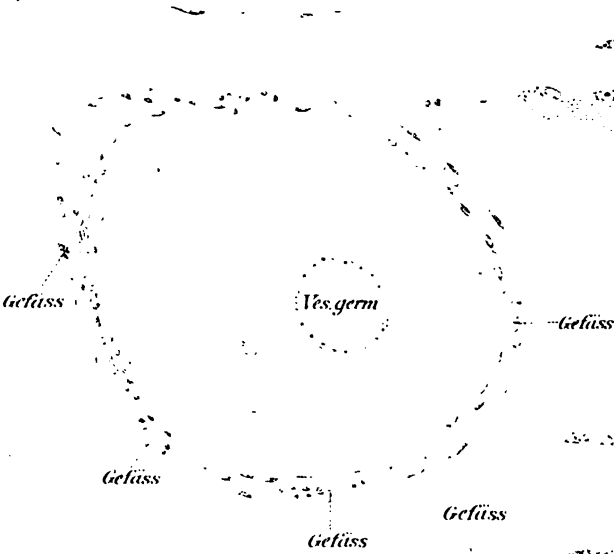


Fig. 94. 3<sup>o</sup>



Fig. 95. 3<sup>o</sup>



Fig. 96. 3<sup>o</sup>

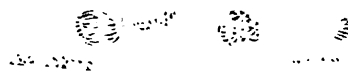


Fig. 97. 3<sup>o</sup>

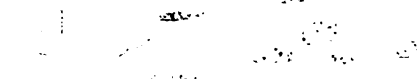


Fig. 98. 3<sup>o</sup>

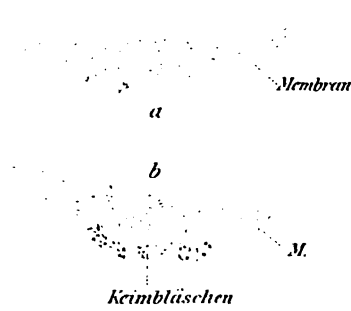


Fig. 99. 3<sup>o</sup>

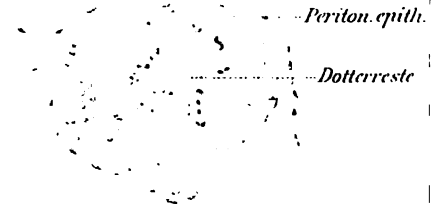
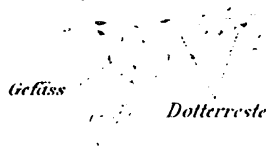


Fig. 98. 3<sup>o</sup>



Fig. 100. 3<sup>o</sup>







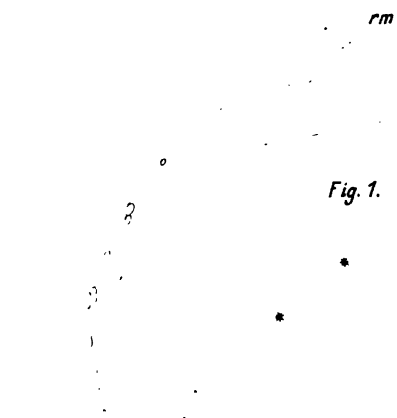


Fig. 1.

v

Fig. 3.

v

v

Fig. 2.

x

v

e

d

3301

a

b

rm

c

d

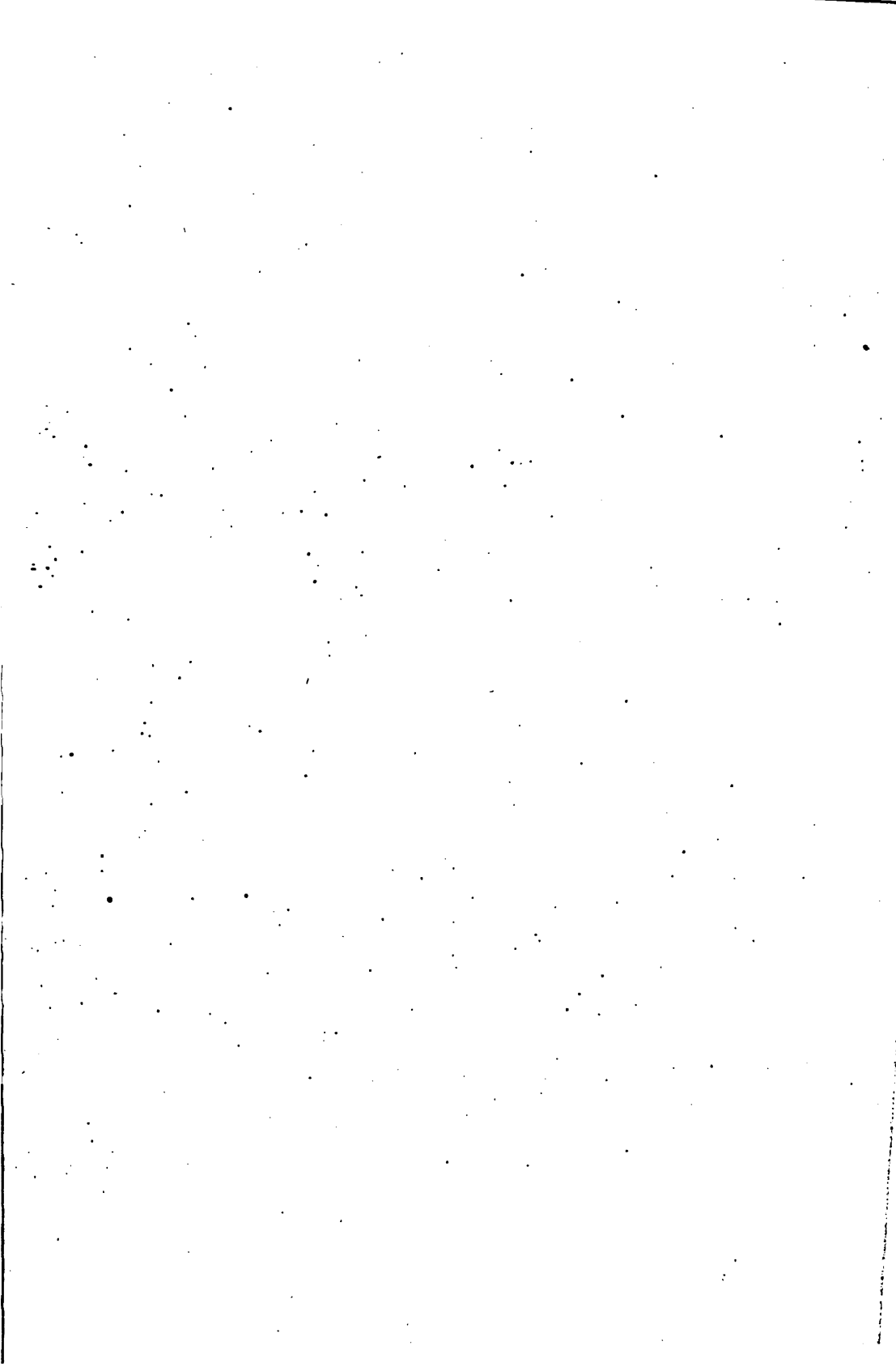
3351

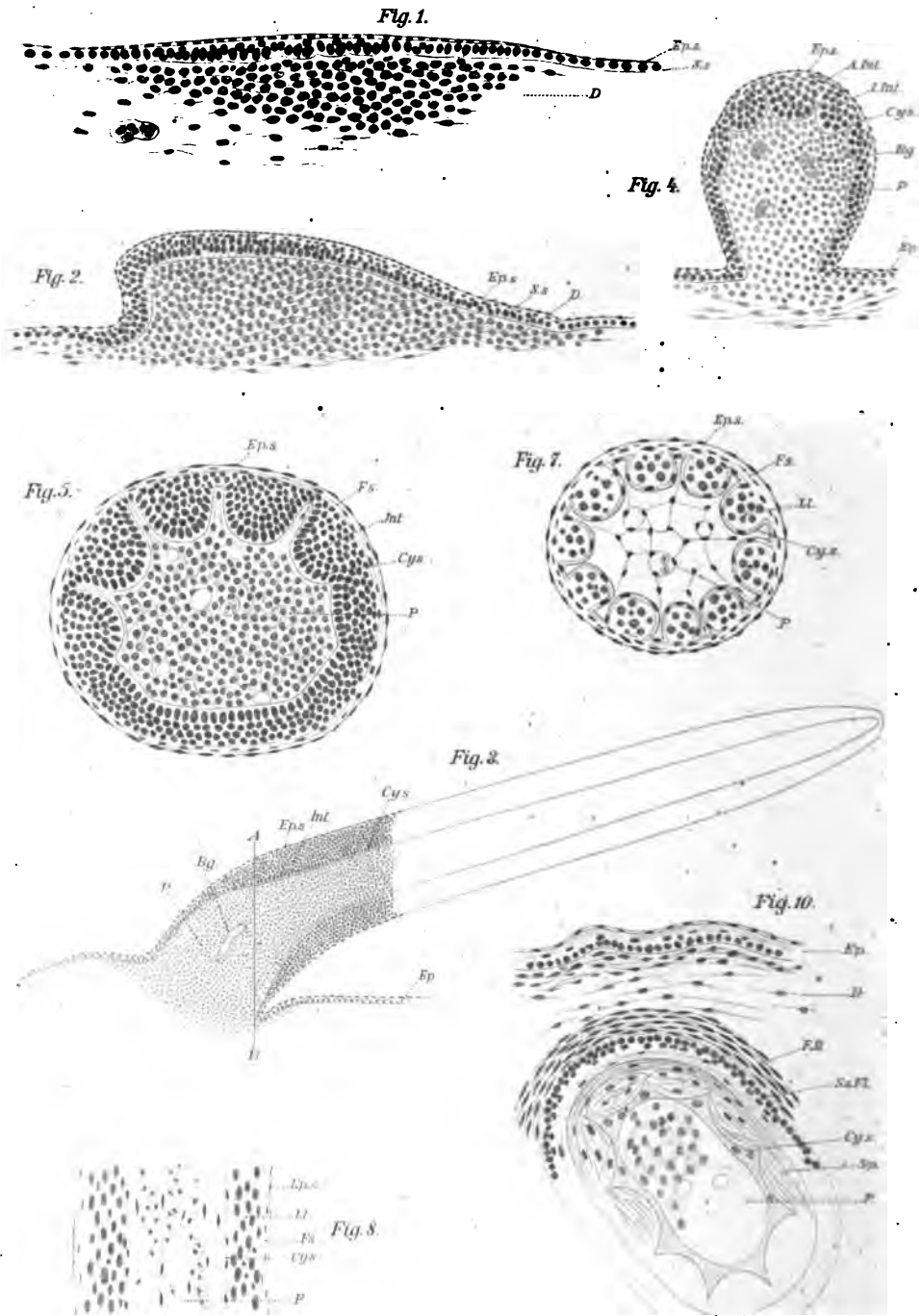
b

3301

d







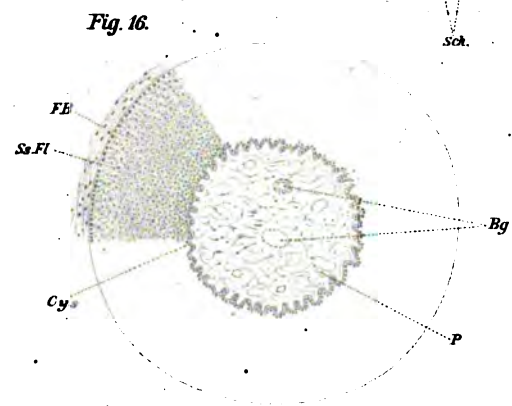
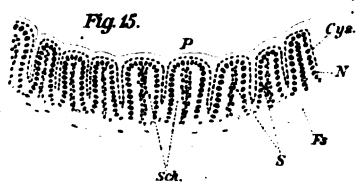
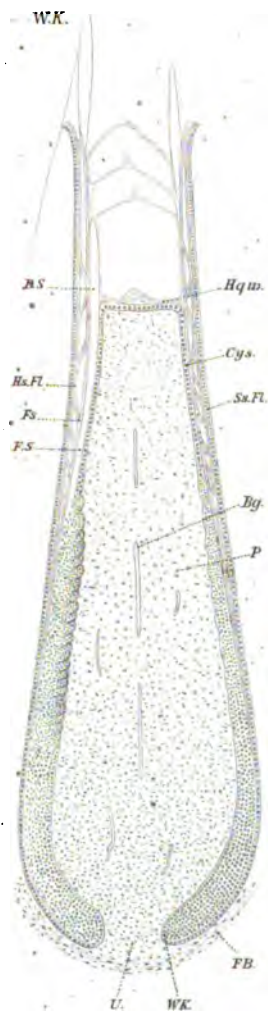
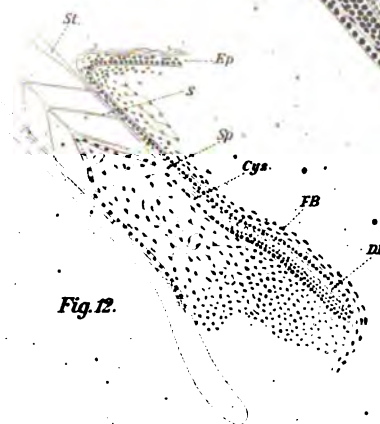
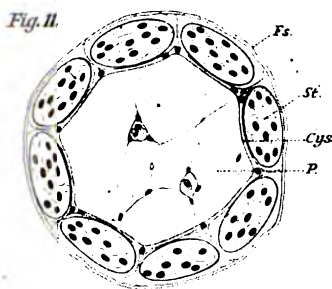
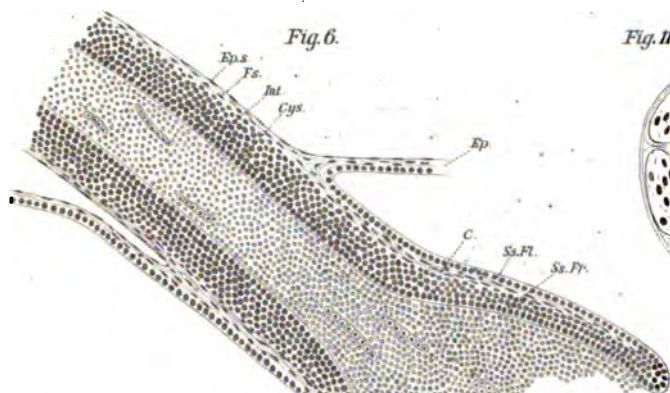








Fig. 14.

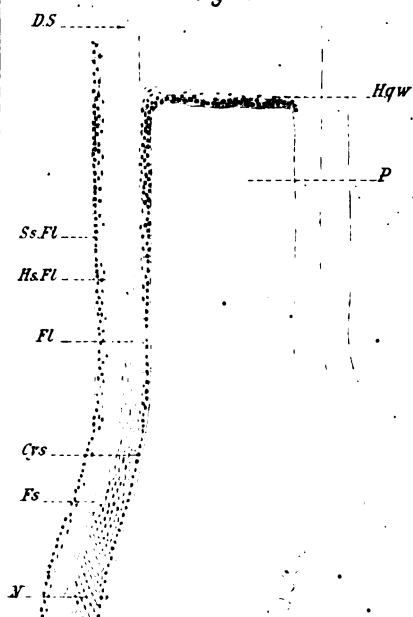


Fig. 17.

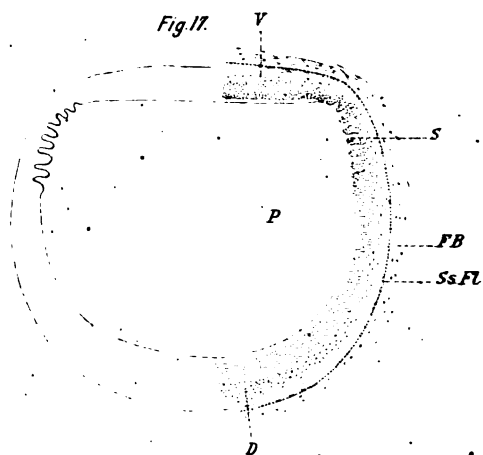


Fig. 18.

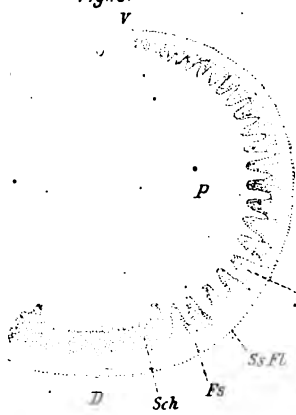


Fig. 21.

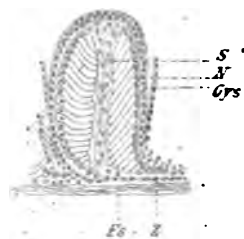


Fig. 20.

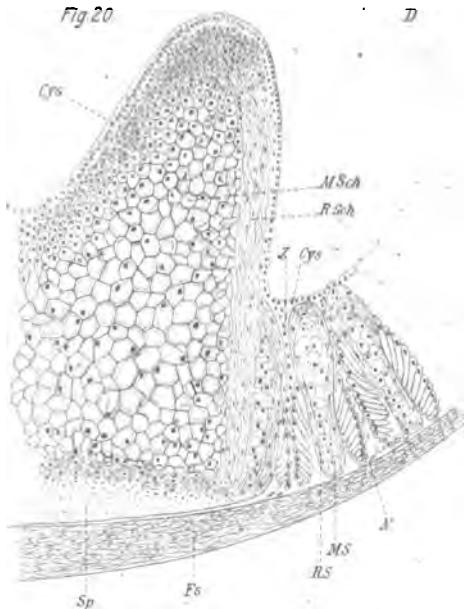


Fig. 19.

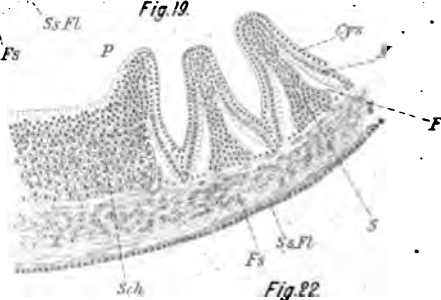


Fig. 22.

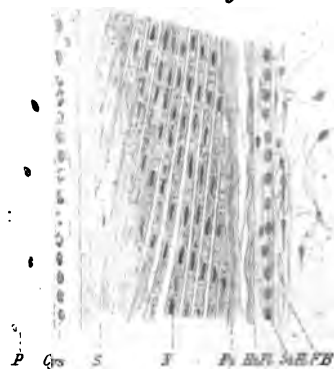


Fig. 24.

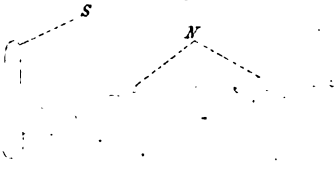


Fig. 25.

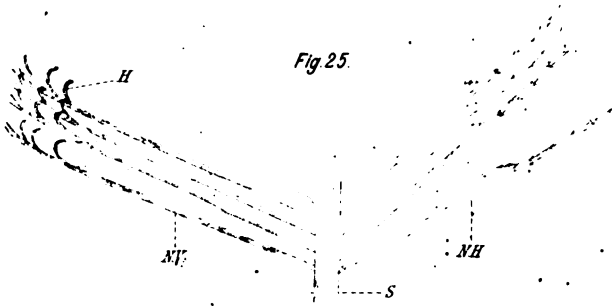


Fig. 26.

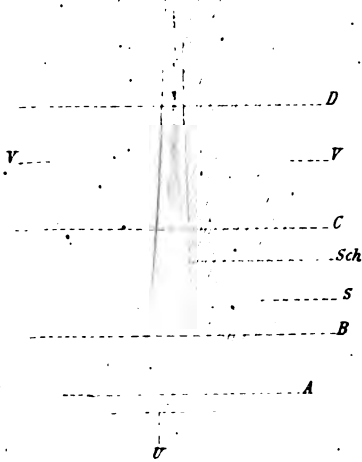


Fig. 27 A.

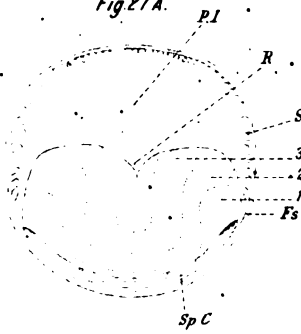


Fig. 27 D.

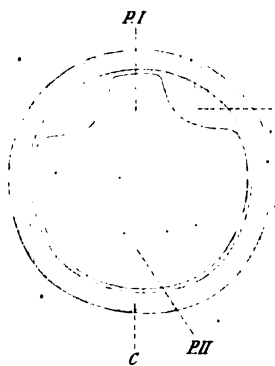


Fig. 28.

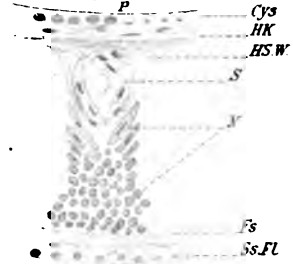


Fig. 27 B.

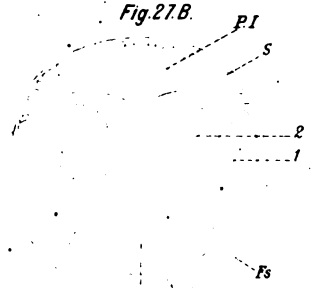


Fig. 27 C.

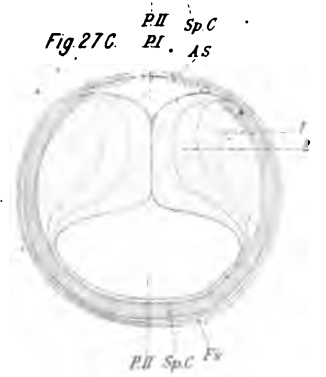
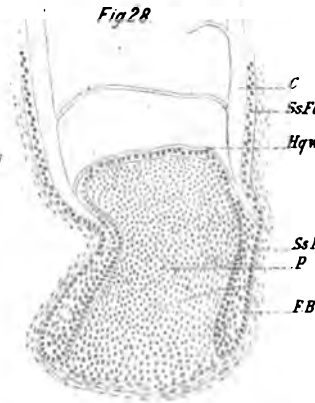


Fig. 28.





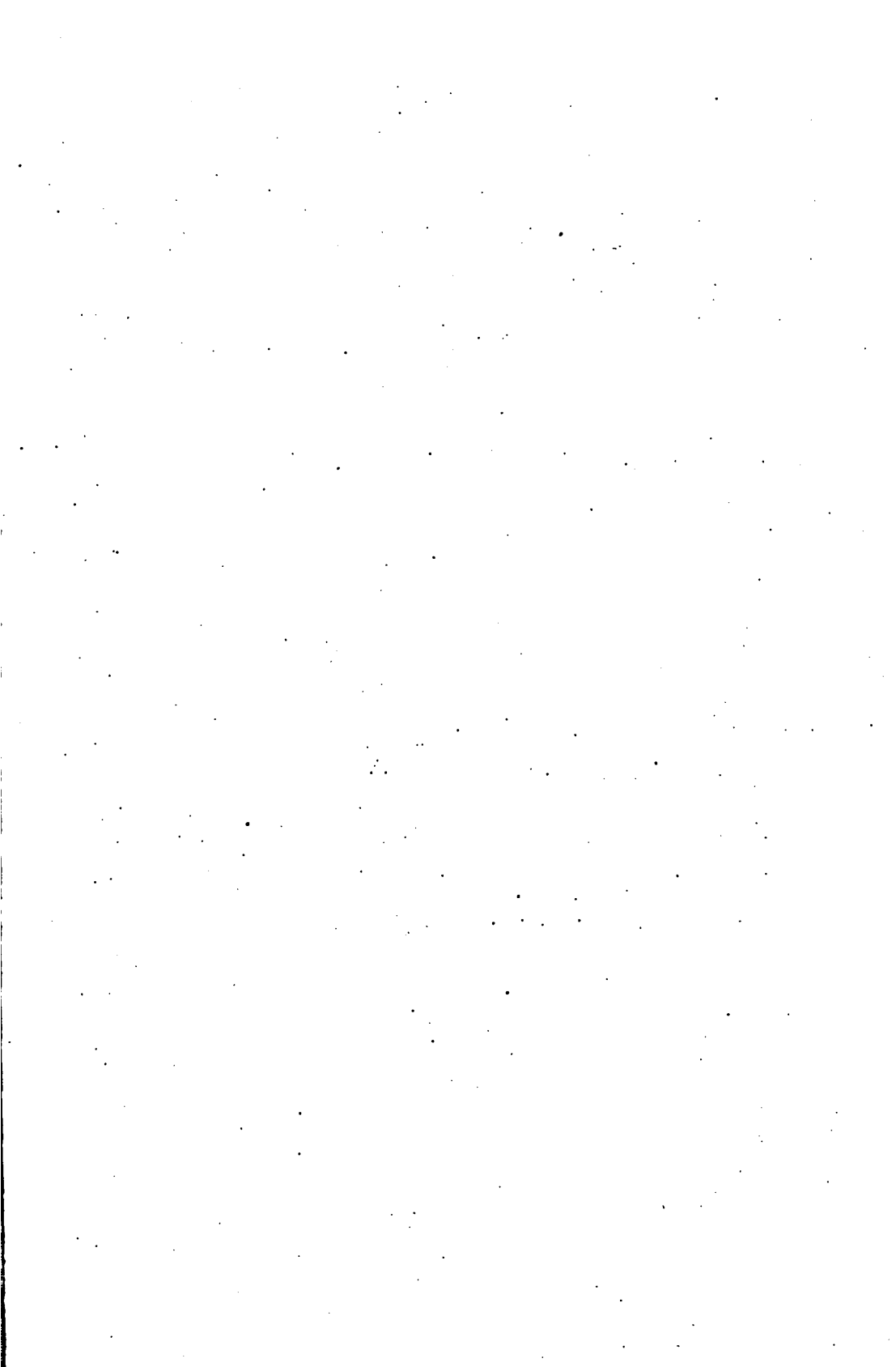


Fig. 31.



Fig. 29.

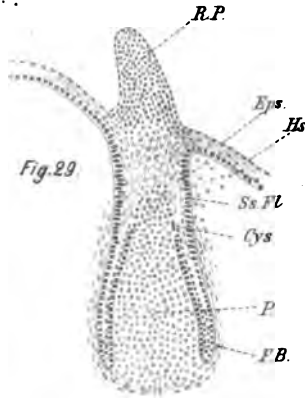


Fig. 30.

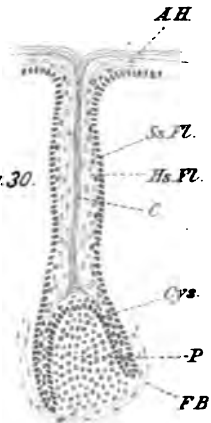


Fig. 32.

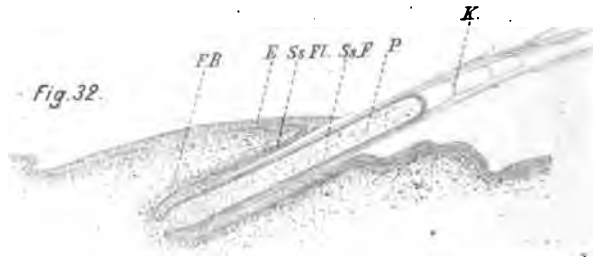


Fig. 33.

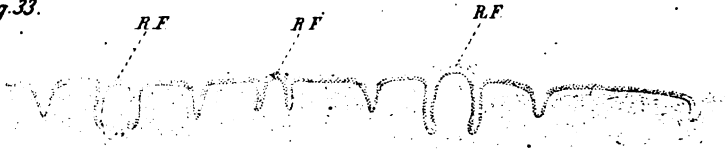


Fig. 34.

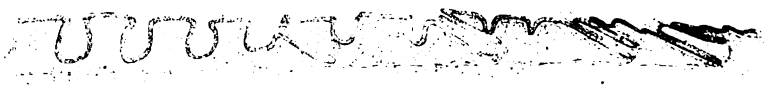


Fig. 35.



Fig. 36.



Fig. 37.

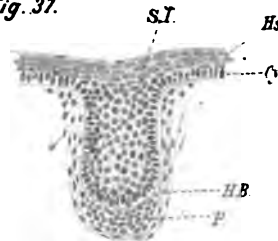






Fig. 48.

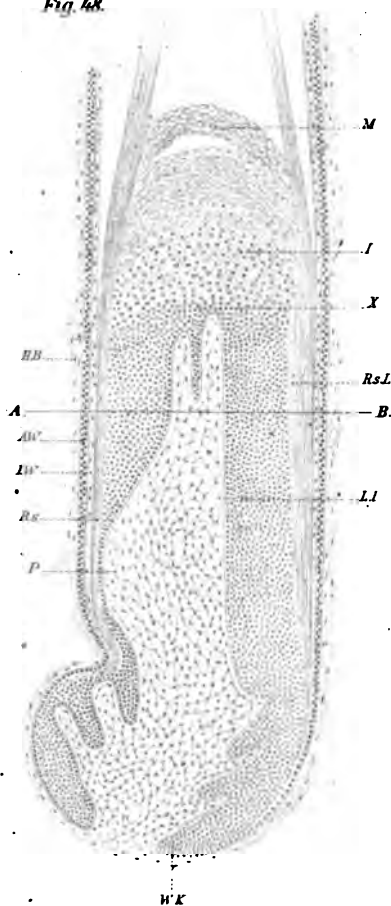


Fig. 50.

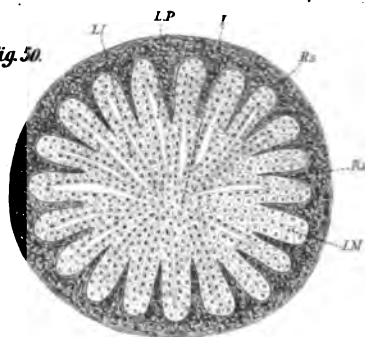


Fig. 52.

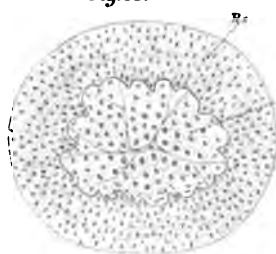


Fig. 53.

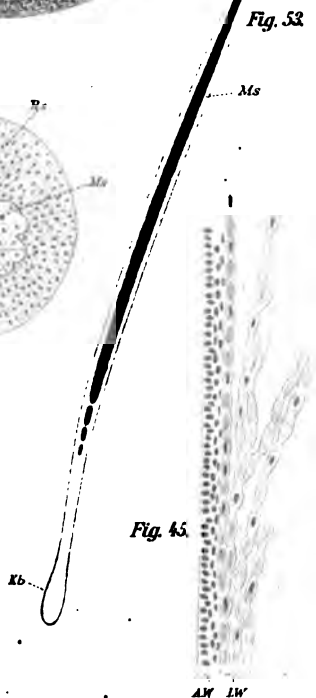


Fig. 46.

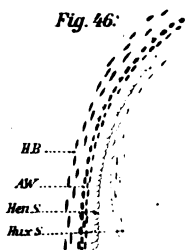


Fig. 45.



Fig. 49.

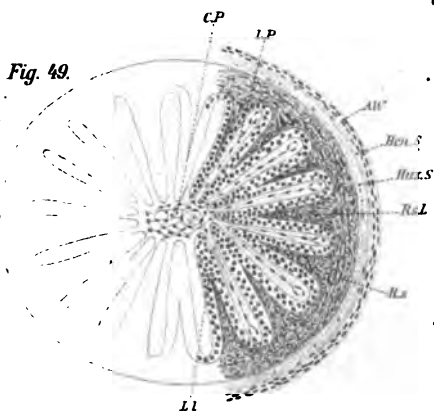
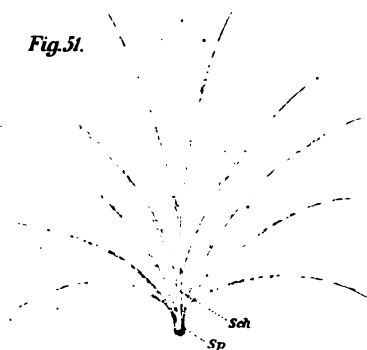


Fig. 51.

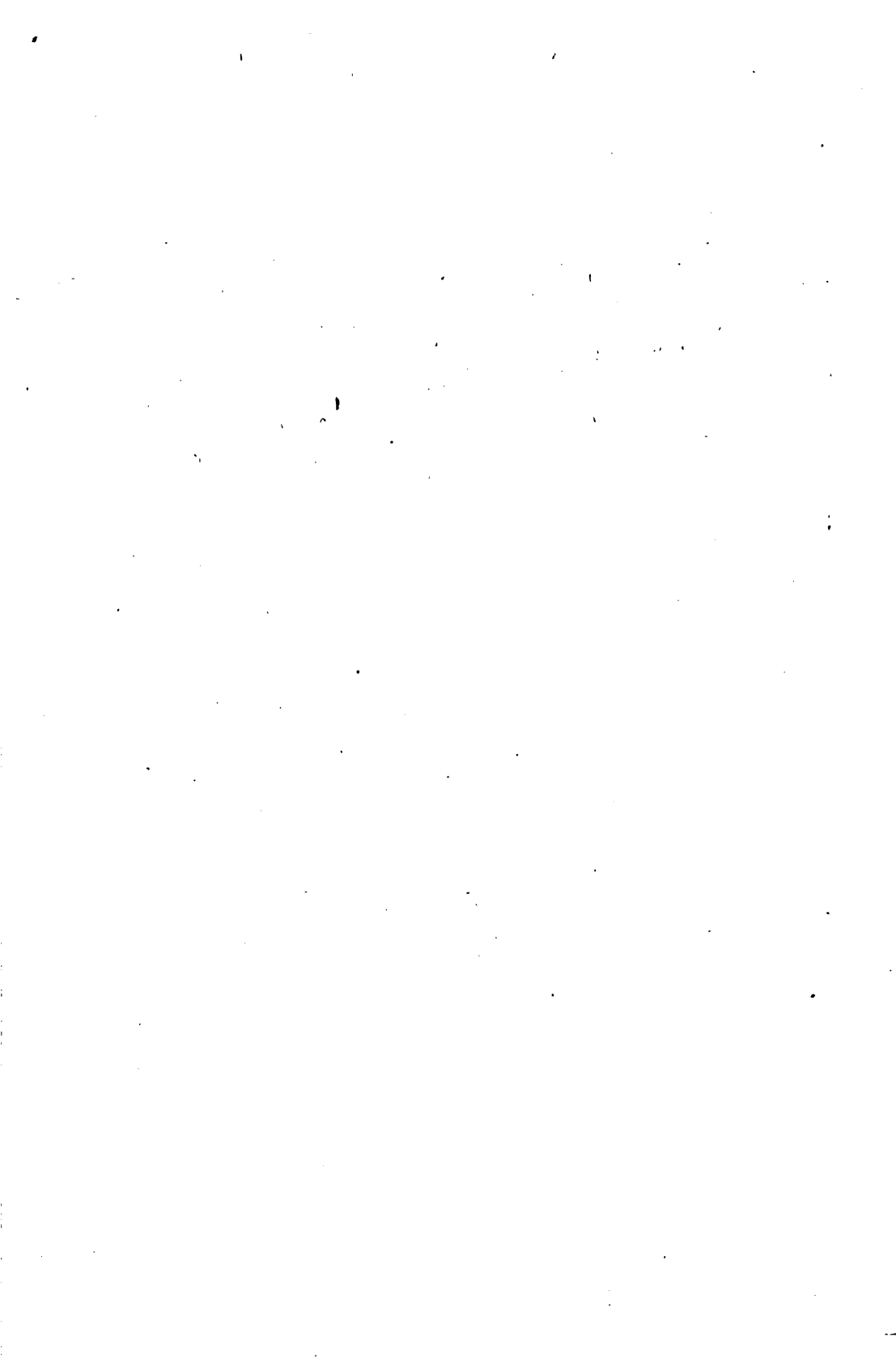














L. L. 243

173+





5.2.243

41C  
173+